Postverlagsort Berlin

PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

J. BONNER-PASADENA, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, **O. RENNER**-MÜNCHEN, **W. SCHUMACHER**-BONN

HERAUSGEGEBEN VON

W. RUHLAND UNTERDEUFSTETTEN — **L. BRAUNER** MÜNCHEN — **E. BÜNNING** TÜBINGEN

50. BAND, 2. HEFT

MIT 46 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 7. NOVEMBER 1957)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1957

Plants (Berl.)

Preis DM 21.–

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik

Begründet 1925. Band 1—34 (1945) herausgegeben von *W. Ruhland* und *H. Winkler*. (Band 1—21, 1934, als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abteilung E). Band 35—47. Herausgegeben von *W. Ruhland* und *O. Renner*.

Die Zeitschrift „Planta", Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 40.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophotographien u. ä. von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim*, oder an *Professor Dr. Leo Brauner, München 19, Menzingerstr. 67, Botanisches Inst. der Universität.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 28—30, Fernsprecher 27901

---

50. Band **Inhaltsverzeichnis** 2. Heft

Bünning, E., und M. Tazawa, Über den Temperatureinfluß auf die endogene Tagesrhythmik bei Phaseolus. Mit 14 Textabbildungen 107

Betz, A., Zur Atmung wachsender Wurzelspitzen. III. Das Verhalten in Stickstoff- und hochprozentiger Sauerstoffatmosphäre; die Pasteursche Reaktion. Mit 1 Textabbildung 122

Braun, M., Zur Kenntnis von Epilobium, besonders E. alpestre (Trigonum). I. Teil. Die Vererbung der Gliederzahl in den Blattwirteln. Mit 18 Textabbildungen 144

Napp-Zinn, K., Untersuchungen über das Vernalisationsverhalten einer winterannuellen Rasse von Arabidopsis thaliana. Mit 13 Textabbildungen . . . 177

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutzgesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Planta, Bd. 50, S. 107—121 (1957)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen

ÜBER DEN TEMPERATUREINFLUSS AUF DIE ENDOGENE TAGESRHYTHMIK BEI PHASEOLUS

Von

ERWIN BÜNNING und MASASHI TAZAWA*

Mit 14 Textabbildungen

(Eingegangen am 11. Juli 1957)

Einleitung

Zoologische und botanische Studien über den Verlauf der endogenen Tagesrhythmik bei verschiedenen Temperaturen haben einige bemerkenswerte Phänomene ergeben. Dazu gehört vor allem die Tatsache, daß die Periodenlänge der endogenen Rhythmik bei tierischen und pflanzlichen Objekten fast temperaturunabhängig sein kann. Es sei dazu auf die Arbeiten von PITTENDRIGH an *Drosophila*, BRUCE und PITTENDRIGH an *Euglena*, HOFFMANN an Eidechsen, BÜHNEMANN an *Oedogonium*, BÜNNING und LEINWEBER sowie LEINWEBER an *Phaseolus* verwiesen (vgl. die zusammenfassende Darstellung von BÜNNING 1957b).

Einige Befunde sprechen dafür, daß die weitgehende Temperaturunabhängigkeit durch Kompensationsvorgänge erreicht wird. Dafür kann etwa die Tatsache angeführt werden, daß bei plötzlicher Temperatursenkung zunächst für etwa 1 Tag sehr wohl eine Verzögerung eintreten kann, diese dann aber verschwindet und sogar vorübergehend eine „Überkompensation" beobachtet werden kann.

Für die Annahme, daß mehrere Vorgänge zusammenwirken müssen, um die Temperaturabhängigkeit des Systems zu erreichen, spricht ferner der Befund, daß gelegentlich eine negative Temperaturabhängigkeit auftritt (vgl. z. B. BÜHNEMANN).

Die hierdurch angedeuteten Probleme sollten weiter studiert werden. Dabei können wir nur eine kleine Auswahl aus unserem jetzt schon ziemlich großen Versuchsmaterial geben.

Material, Methodik

Die Versuche wurden wieder mit den Primärblättern von *Phaseolus multiflorus* durchgeführt. Die Methodik glich der in früheren Untersuchungen angewandten (vgl. auch BÜNNING 1957a und dort zitierte Literatur). Für die Versuche wurden aber immer eingetopfte, im Gewächshaus aufgewachsene Pflanzen benutzt (nicht wie bei den Studien zur chemischen Beeinflussung der endogenen Tagesrhythmik abgeschnittene Pflanzen). Die Registrierung erfolgte wieder im Dauerlicht von

* Department of Biology, Faculty of Science, Osaka-University, Japan, z. Zt. Tübingen, Botanisches Institut.

Leuchtstoffröhren. Wir führen diese Arbeiten jetzt ohne Verdunklung der Blattgelenke durch. Pfeffer hatte bekanntlich früher mitgeteilt, daß im Dauerlicht ohne Verdunklung der Gelenke keine Bewegungen mehr auftreten. Inzwischen haben wir aber gefunden, daß nur die Infrarotstrahlung der Glühbirnen diese Bewegungstätigkeit unterdrückt. Bei Anwendung von Leuchtstoffröhren (die nur sehr wenig Infrarot strahlen) ist daher die Verdunklung der Gelenke nicht notwendig.

1. Verhalten von Gewächshauspflanzen bei konstanten hohen oder niedrigen Temperaturen

Ergänzend zu den Versuchen Leinwebers wurden einige weitere Versuche über die Abhängigkeit der Periodenlänge von der (konstanten) Temperatur durchgeführt.

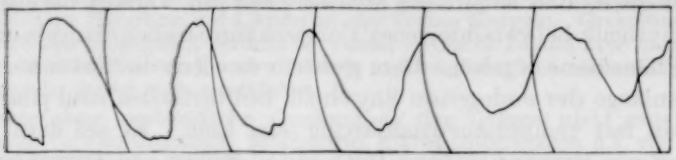


Abb. 1. Beispiel für eine Bewegung bei 21—22° (Abbildung 1—3 und 5—14 zeigen tagesperiodische Blattbewegungen von *Phaseolus multiflorus*; in allen Fällen bedeutet Kurvenhebung Blattsenkung und umgekehrt. Die eingezeichneten Kreisbogenordinaten geben Abstände von 24 Std an)

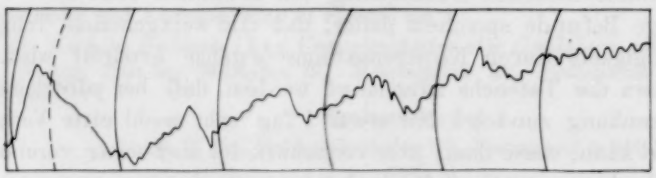


Abb. 2. Beispiel für eine Bewegung bei 14,5 ± 1,5°. Gestrichelter Kreisbogen: Zeit der Übertragung in diese niedrige Temperatur

Gewächshauspflanzen wurden ins Laboratorium gebracht und die Bewegungen dort im Dauerlicht schwacher Intensität (ähnlich wie bei Bünning, 1956, beschrieben) registriert. Die Temperatur betrug entweder 22 ± 1^0 oder $14{,}5 \pm 1{,}5^0$. Die niedrige Temperatur wurde in diesem Fall durch Übertragung der Pflanzen in eine Kühltruhe geboten. In dieser Kühltruhe waren Temperaturschwankungen der genannten Größe nicht zu vermeiden, da die Regelung mit einer gewissen Trägheit arbeitete. Jedoch konnte das die Versuche nicht stören; die Schwankungen waren nämlich nicht tagesperiodisch, sondern innerhalb von 24 Std traten 5—6 Maxima und Minima auf.

In Abb. 1 ist ein typisches Beispiel für den Verlauf der Bewegungen bei 22° wiedergegeben, in Abb. 2 entsprechend für 14,5°. Die Gesamtergebnisse sind in Tabelle 1 zusammengestellt (ausgewertet sind dabei für jede Temperatur etwa 30 Perioden).

Tabelle 1. *Periodenlängen (Std) von Gewächshauspflanzen nach Übertragung ins Laboratorium bei Temperaturen von 22 ± 1° bzw. 14,5 ± 1°*
Messung der Periodenlängen auf Grund der Senkungsmaxima.

Temperatur	Tag nach der Übertragung				
	1.	2.	3.	4.	5.
22°	30,7 ±0,4	27,7 ±0,7	27,4 ±0,4	27,0 ±0,7	26,7 ±0,8
14,5°	24,5 ±0,7	24,4 ±0,8	23,4 ±0,7	23,0 ±1,7	— —

Werten wir alle Perioden aus, und zwar zusätzlich zu den in Tabelle 1 berücksichtigten Messungen der Senkungsmaxima auch noch unter Berücksichtigung der Hebungsmaxima, so erhalten wir:

22° : 27,5 Std
14,5° : 23,2 Std

Die mittleren Fehler dieser Mittelwerte sind kleiner als 0,3. Durch die niedrige Temperatur wird also infolge des zu stark wirkenden „Kompensationsprozesses" eine Abkürzung von 4 Std erreicht. (Nach den Versuchen Leinwebers unterbleibt diese Abkürzung ja, wenn die Pflanzen von der Keimung an den betreffenden Temperaturen ausgesetzt sind.)

Auffallen mag in der Tabelle, daß im Gegensatz zu den von Leinweber mitgeteilten Versuchsergebnissen schon am ersten Tag der niedrigen Temperatur die Verkürzung zu beobachten ist, während Leinweber zunächst eine Verzögerung beobachtete. Wir fanden, daß der Effekt sehr verschieden ist, je nachdem, in welcher Bewegungsphase die Übertragung in die niedrige Temperatur erfolgt.

2. Das Versagen des Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik bei sehr niedriger Temperatur

Schon in der Arbeit Leinwebers wurde darauf hingewiesen, daß die endogene Tagestrhyhmik um so „zuverlässiger" arbeitet, je weniger die Temperatur vom Optimum um etwa 20° abweicht; bei sehr hohen oder sehr niedrigen Temperaturen versagt das System oft, und die Rhythmik ist dann nicht feststellbar.

Sehr bemerkenswert erscheint uns jetzt noch die Tatsache, daß sich dieses Versagen bei Temperaturen von 9—11° oft im Auftreten erheblich von der Tageslänge abweichender Perioden äußert. Dabei können Periodenlängen von etwa 8—18 Std auftreten. Man kann hierbei nicht einfach von einer starken negativen Temperaturabhängigkeit der Periodenlängen sprechen. Die negative Temperaturabhängigkeit kann, wie im vorhergehenden Abschnitt gezeigt wurde, die Periodenlänge

bei Temperaturen um etwa 14° von ca. 27—28 auf ca. 23 Std fallen lassen. Das aber, was eintritt, wenn die Temperatur noch niedriger wird, ist etwas wesentlich anderes: Wir finden keinen gleitenden Übergang zu den extrem kurzen Perioden, sondern das System arbeitet entweder noch als endogene Tagesrhythmik, d. h. mit Periodenlängen der Größe von etwa 24 Std, oder das System versagt ganz, und es treten

Abb. 3a—d. Beispiele für Bewegungen bei 10 ± 1°

jene sehr kurzen Perioden auf. Sogar an ein und derselben Pflanze kann man dieses „Entweder-Oder" beobachten. Beispiele sind in Abb. 3a—d wiedergegeben.

Daß kein gleitender Übergang von der noch funktionierenden endogenen Tagesrhythmik zu jenen kurzen Perioden vorliegt, zeigt wohl besonders deutlich die Verteilungskurve Abb. 4. Geht man von normalen Temperaturen zu niedrigen Temperaturen von 9—11° über und dann wieder zu höheren Temperaturen, so zeigt sich, daß das System der endogenen Tagesrhythmik nicht etwa vernichtet worden ist, vielmehr treten wieder normale Schwankungen auf (Abb. 5a, b).

Die Temperaturerniedrigung ist übrigens, wie die Abbildungen zeigen, mit starken Blatthebungen (d. h. Kurvensenkungen) verbunden.

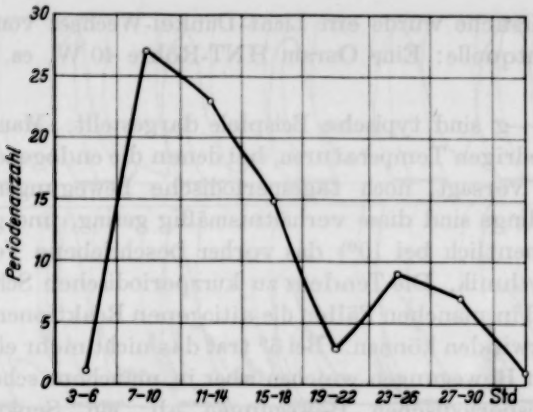


Abb. 4. Häufigkeit (Ordinate: Absolute Anzahl der gemessenen Perioden) der in der Abszisse angegebenen Größenklassen für die Länge der Perioden (in Std) bei Temperaturen von etwa 10°. Man erkennt, daß nicht ein gleitender Übergang von der angenäherten Tagesrhythmik zu den kurzen Perioden besteht, sondern die Perioden entweder angenähert tagesperiodisch sind oder sie die extrem niedrigen Werte aufweisen

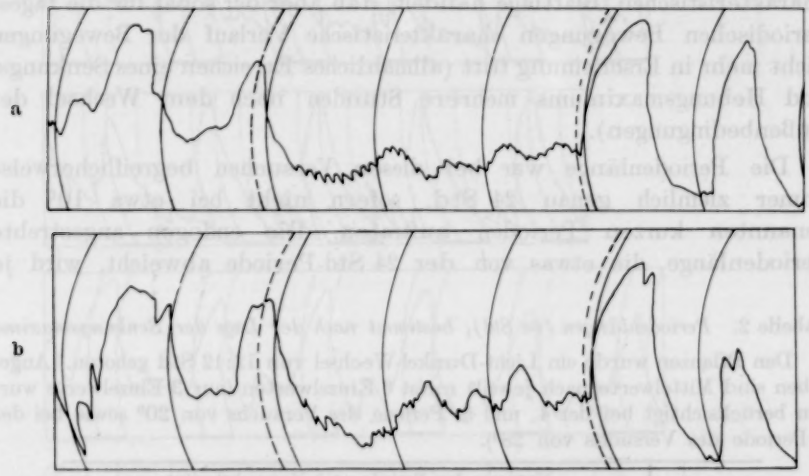


Abb. 5a u. b. Verhalten bei vorübergehender Erniedrigung der Temperatur von 21—22 auf 9—11°. Beginn und Ende der Einwirkung niedriger Temperatur sind durch die gestrichelten Kreisbögen angegeben

3. Verhalten im tagesperiodischen Licht-Dunkel-Wechsel bei extremen Temperaturen

Wir haben gesehen, daß die endogene Tagesrhythmik nur bei mittleren Temperaturen gut in Erscheinung tritt, jedenfalls trifft das zu, wenn die Bedingungen konstant sind (Dauerlicht und konstante Temperatur). Es fragt sich nun, wie sich die Blätter verhalten, wenn der Pflanze bei den niedrigen Temperaturen ein tagesperiodischer Licht-Dunkel-Wechsel geboten wird.

Für die Versuche wurde ein Licht-Dunkel-Wechsel von 12:12 Std gewählt. (Lichtquelle: Eine Osram HNT-Röhre 40 W, ca. 0,5 m über den Pflanzen.)

In Abb. 6a—g sind typische Beispiele dargestellt. Man sieht, daß auch in den niedrigen Temperaturen, bei denen die endogene Rhythmik im Dauerlicht versagt, noch tagesperiodische Bewegungen auftreten können. Allerdings sind diese verhältnismäßig gering, und gelegentlich zeigt sich (namentlich bei 10°) das vorher beschriebene Versagen der endogenen Rhythmik. Die Tendenz zu kurzperiodischen Schwingungen ist so stark, daß in manchen Fällen die aitiogenen Reaktionen diese Tendenz nicht überwinden können. Bei 5° trat das nicht mehr ein, die dann noch möglichen Bewegungen weichen aber in manchem schon von den typischen tagesperiodischen Bewegungen ab; ein Senkungs- oder Hebungsmaximum ist nicht so scharf ausgeprägt wie bei normalen Temperaturen. Man gewinnt den Eindruck, daß es sich bei 5° nur noch um das direkte Einnehmen einer für die betreffende Temperatur charakteristischen Blattlage handelt, daß aber der sonst für die tagesperiodischen Bewegungen charakteristische Verlauf der Bewegungen nicht mehr in Erscheinung tritt (allmähliches Erreichen eines Senkungs- und Hebungsmaximums mehrere Stunden nach dem Wechsel der Außenbedingungen).

Die Periodenlänge war bei diesen Versuchen begreiflicherweise immer ziemlich genau 24 Std, sofern nicht bei etwa 10° die genannten kurzen Perioden auftraten. Die endogen angestrebte Periodenlänge, die etwas von der 24 Std-Periode abweicht, wird ja

Tabelle 2. *Periodenlängen (in Std), bestimmt nach der Lage der Senkungsmaxima*

Den Pflanzen wurde ein Licht-Dunkel-Wechsel von 12:12 Std geboten. Angegeben sind Mittelwerte nach jeweils meist 6 Einzelwerten (nur 3 Einzelwerte wurden berücksichtigt bei der 4. und 5. Periode des Versuchs von 20° sowie bei der 5. Periode des Versuchs von 28°).

Temperatur	Nummer der Periode nach Versuchsbeginn				
	1.	2.	3.	4.	5.
10°	26	23,8	23,9	23,9	23,7
15°	24,1	24,2	24,1	23,8	23,8
20°	25,7	23,8	24,1	24,3	23,7
25°	26,8	24,8	24,5	24	24,1
28°	26,1	25	24,9	24,6	24

im 12:12 Std Licht-Dunkel-Wechsel fast immer zu genau 24 Std reguliert. Auf die Differenzen der Mittelwerte (vgl. Tabelle 2) kann hierbei kein großer Wert gelegt werden, weil die mittleren Fehler zwischen 0,5 und 1,7 Std betragen.

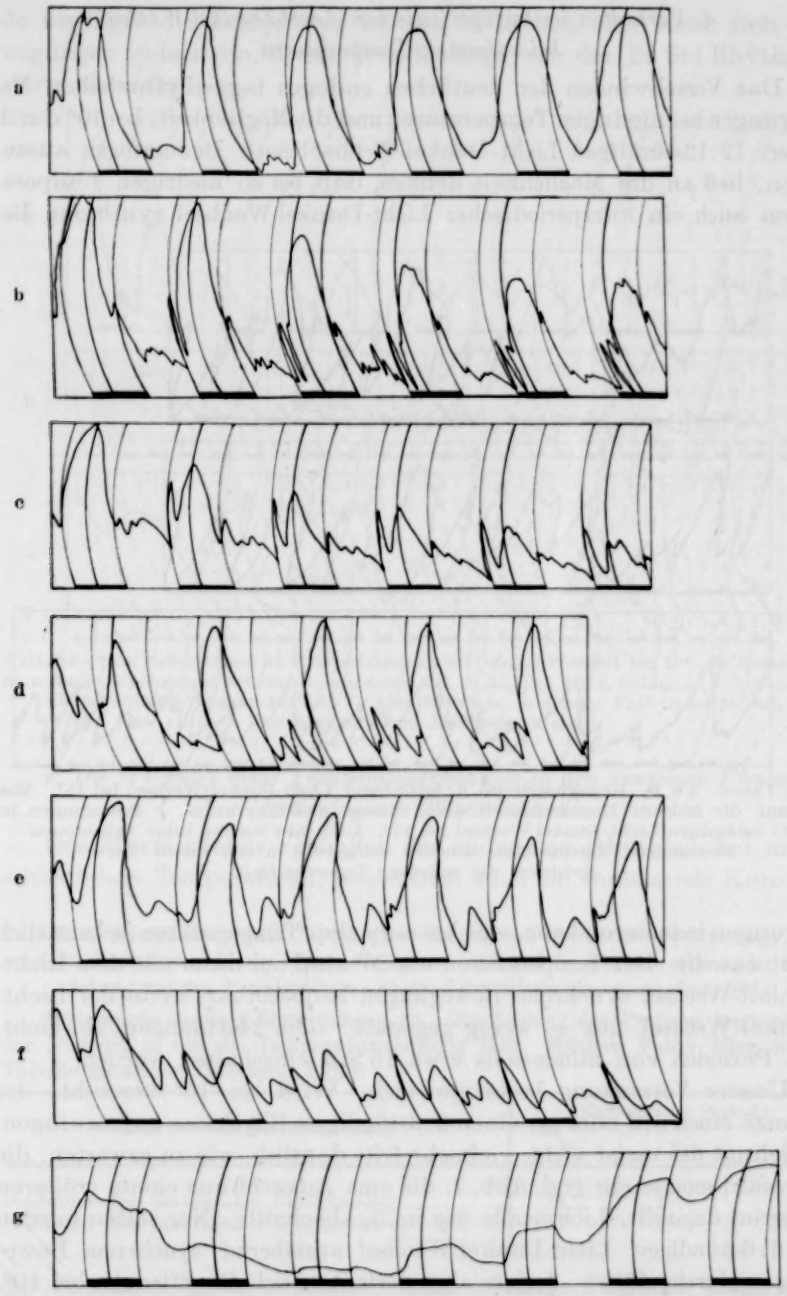


Abb. 6 a—g. Bewegungen im tagesperiodischen Licht-Dunkel-Wechsel. Die Dunkelperioden sind durch dicke schwarze Striche an den Abszissen gekennzeichnet. Die Temperatur betrug bei a 28°, b 25°, c 20°, d 15°, e u. f 10°, g 5°

4. Verhalten im kurzperiodischen Licht-Dunkel-Wechsel bei extremen Temperaturen

Das Verschwinden der deutlichen endogen tagesrhythmischen Bewegungen bei niedrigen Temperaturen und die Möglichkeit, bei 10° durch einen 12:12stündigen Licht-Dunkel-Wechsel noch Bewegungen auszulösen, ließ an die Möglichkeit denken, daß bei so niedrigen Temperaturen auch ein kurzperiodischer Licht-Dunkel-Wechsel synchrone Be-

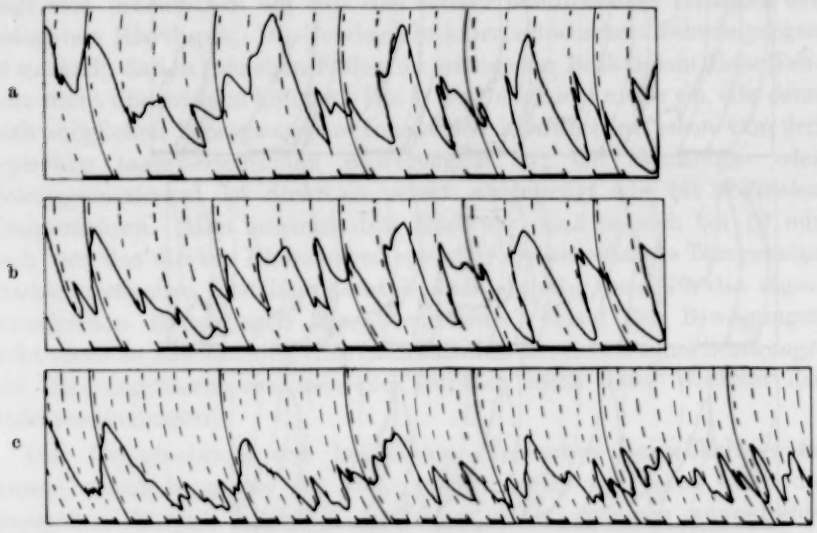


Abb. 7a—c. a u. b. Bewegungen im 6 : 6stündigen Licht-Dunkel-Wechsel bei 15°. Man erkennt die fehlende Regulierbarkeit durch diesen Außenrhythmus. c Bewegungen im 3 : 3stündigen Licht-Dunkel-Wechsel bei 15°. Auch hier werden keine synchronen Bewegungen durchgeführt, sondern wenigstens in den ersten Tagen dominiert die endogene Tagesrhythmik

wegungen induzieren kann, was bei normalen Temperaturen bekanntlich nicht zutrifft. Bei Temperaturen um 20° sind nur dann mit dem Licht-Dunkel-Wechsel synchrone Bewegungen beobachtbar, wenn der Licht-Dunkel-Wechsel nur so wenig gegenüber dem 24stündigen abweicht, daß Perioden von mindestens etwa 16 Std eingehalten werden.

Unsere Vermutung bestätigte sich. Wird bei 15° versucht, der Pflanze einen 6:6 oder gar einen 3:3stündigen Rhythmus aufzuzwingen, so gelingt das meist nicht, vielmehr tritt deutlich, wie zu erwarten, die Tagesautonomie ein (vgl. Abb. 7, die eine Auswahl aus einem größeren Material darstellt, Lichtquelle wie im 5. Abschnitt). Nur selten werden im 6:6stündigen Licht-Dunkel-Wechsel annähernd synchrone Bewegungen durchgeführt. Anders aber verhalten sich die Pflanzen bei 10°. Hier werden im 6:6, manchmal sogar im 3:3stündigen Licht-Dunkel-Wechsel deutlich synchrone Bewegungen durchgeführt (Abb. 8a—c).

Je niedriger die Temperatur ist, um so leichter also lassen sich Bewegungen induzieren, deren Periodenlänge von der 24 Std-Rhythmik stark abweicht.

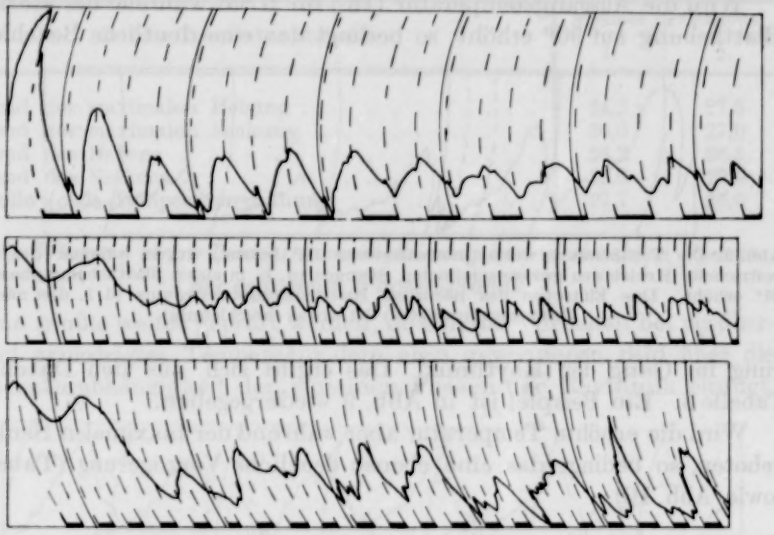


Abb. 8a—c. a Bewegungen im 6:6stündigen Licht-Dunkel-Wechsel bei 10°. Es treten mit dem Außenrhythmus synchrone Bewegungen auf. b Ähnlich wie a, jedoch im 3:3stündigen Licht-Dunkel-Wechsel bei 10°. c Ähnlich wie b, in diesem Fall treten jedoch keine synchronen Bewegungen auf

5. Die Wirkung einer Temperaturerhöhung in den einzelnen Phasen der endogenen Tagesrhythmik

Das überraschende Verhalten der endogenen Rhythmik bei unterschiedlichen Temperaturen, namentlich auch die annähernde Konstanz

Tabelle 3. *Einwirkung einer Temperaturerhöhung von 18 auf 30° (6 Std lang) während der Periode maximaler Blattsenkung bzw. während der Periode maximaler Blatthebung auf die Periodenlänge (Abstand der Blattsenkungsmaxima, Std)*

Mittelwerte aus je 6 Einzelmessungen. Die Zählung der Perioden beginnt mit der Periode, in die die Temperaturerhöhung fällt. Mittlere Fehler aller in der Tabelle genannten Werte < 1 Std.

Zeit der Temperaturerhöhung	Nummer der Periode		
	1.	2.	3.
Während der maximalen Blatthebung	24,2	27,5	—
Während der maximalen Blattsenkung	31	28,2	27,3

der Periodenlänge bei verschiedenen Temperaturen, legte die Frage nahe, ob vielleicht die einzelnen Phasen der endogenen Rhythmik unterschiedlich temperaturabhängig sind. Darum haben wir bei mehreren

Versuchsreihen eine erhöhte bzw. erniedrigte Temperatur nur vorübergehend, d. h. nur auf einzelne Phasen einer Periode beschränkt, einwirken lassen.

Wird die Ausgangstemperatur (18°) für 6 Std während der stärksten Blatthebung auf 30° erhöht, so bedingt das eine deutliche Beschleuni-

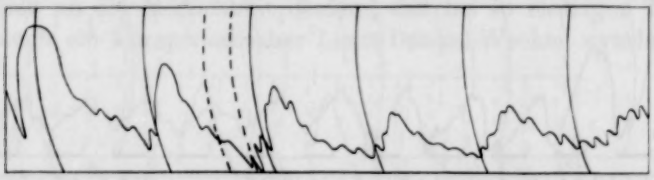


Abb. 9. Die Temperatur, welche normalerweise 18° betrug, wurde während der durch gestrichelte Kreisbögen gekennzeichneten Stunden (d. h. in einer Blatthebungsphase) auf 30° erhöht. Das Eintreten des nächsten Blattsenkungsmaximums (d. h. des nächsten Kurvenhochpunktes) ist etwas beschleunigt

gung im Gang der Rhythmik. Das ergibt sich aus den Daten der Tabelle 3. Ein Beispiel ist in Abb. 9 wiedergegeben.

Wird die erhöhte Temperatur aber während der maximalen Senkung geboten, so bedingt das eine ebenso deutliche Verzögerung (Tabelle 3 sowie Abb. 10).

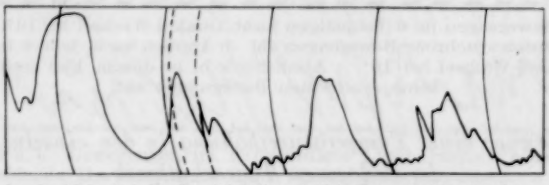


Abb. 10. Ähnlich wie Abb. 9, jedoch wirkt die erhöhte Temperatur in einem Blattsenkungsmaximum. Das Eintreten des nächsten Blattsenkungsmaximums ist etwas verzögert

Mit einer geringeren Temperaturerhöhung (von 18 auf 25°) wurde noch gesondert geprüft, wie sich die Rhythmik verhält, wenn diese Temperaturerhöhung erfolgt:

a) Während der maximalen Hebungslage. Es trat dann wieder eine Periodenverkürzung ein.

b) Während der maximalen Senkungslage. Es war kein Einfluß bemerkbar.

c) Während des Hebens der Blätter. Es zeigte sich eine Periodenverlängerung.

d) Während des Senkens der Blätter. Es zeigte sich kein Einfluß.

Die Ergebnisse sind in Tabelle 4 zusammengefaßt.

Wir dürfen die Schlußfolgerung ziehen, daß die Temperaturerhöhung den Gang der Rhythmik verzögert, wenn sie während der maximalen Senkung geboten wird, ihn aber beschleunigt, wenn sie während der maximalen Hebung einwirkt.

Tabelle 4. *Einwirkung einer Temperaturerhöhung von 18 auf 25° für 4 Std in verschiedenen Abschnitten der Bewegung*

Periodenlängen in Std. Mittelwerte aus je 6 Einzelmessungen. Zählung der Perioden wie in Tabelle 3. Mittlere Fehler aller in der Tabelle genannten Werte < 1 Std.

Zeit der Temperaturerhöhung	Nummer der Periode	
	1.	2.
Während der maximalen Hebung	24,2	27,5
Während der maximalen Senkung	30,0	27,0
Während des Hebens	28,2	26,5
Während des Senkens	25,6	27,9
Kontrolle (ohne Temperaturerhöhung)	27,7	26,0

6. Die Wirkung einer Temperaturerniedrigung in den einzelnen Phasen der endogenen Tagesrhythmik

Nun mußte weiter geprüft werden, ob sich das Verhalten bei vorübergehend erniedrigter Temperatur dem eben gewonnenen Bild über die Temperaturabhängigkeit der einzelnen Phasen der Rhythmik einfügt.

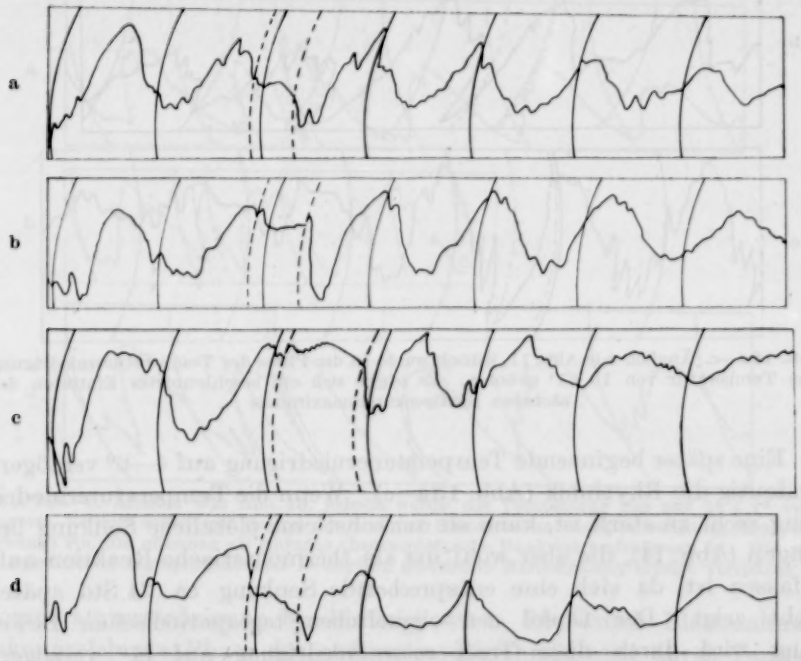


Abb. 11a—d. Wirkung einer vorübergehend von 20 auf 4—6° (in den durch Kreisbögen gekennzeichneten Zeiten) erniedrigten Temperatur. Die niedrige Temperatur wirkt während der Blatthebung ein (d. h. während der Kurvensenkung). Man erkennt ein verzögertes Eintreten des nächsten Blattsenkungsmaximums (d. h. des nächsten Kurvenhochpunktes)

Die Ergebnisse sind nicht ganz leicht zu interpretieren, da sich die tagesperiodischen Bewegungen gelegentlich mit direkten Einwirkungen

der erniedrigten Temperatur, also mit thermonastischen Reaktionen, überlagern.

Erkennbar ist jedoch aus Abb. 11a—d, daß während der Hebungsphase Abkühlung auf sehr niedrige Temperaturen (4—6°) eine Verzögerung um mehrere Stunden ergibt. Demgegenüber beschleunigt eine Abkühlung auf nur 9—11° den Gang der Rhythmik deutlich in dieser Phase (Abb. 12a—c).

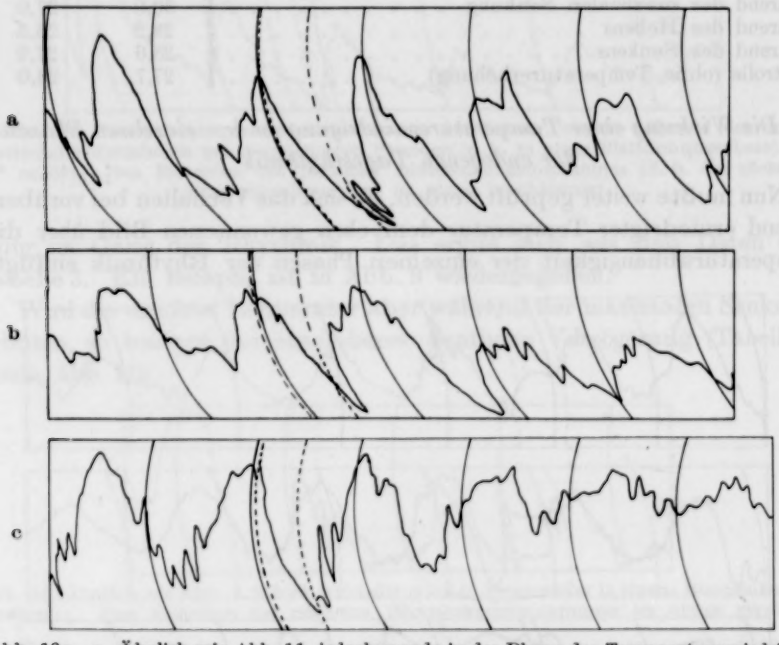


Abb. 12a—c. Ähnlich wie Abb. 11, jedoch wurde in der Phase der Temperaturerniedrigung eine Temperatur von $10 \pm 1°$ geboten. Es zeigte sich ein beschleunigtes Eintreten des nächsten Blattsenkungsmaximums

Eine später beginnende Temperaturerniedrigung auf 4—6° verzögert eindeutig die Rhythmik (Abb. 13a—c). Wenn die Temperaturerniedrigung nicht zu stark ist, kann sie zunächst eine plötzliche Senkung bedingen (Abb. 14), die aber wohl nur als thermonastische Reaktion aufzufassen ist, da sich eine entsprechende Senkung ca. 24 Std später nicht zeigt. Der Gipfel der eigentlichen tagesperiodischen Bewegung wird durch diese Temperaturerniedrigung auf 11° verzögert (Abb. 14a—c).

Man gewinnt hierdurch den Eindruck, daß, abgesehen von der immer sistierend wirkenden Temperatur um 5°, d. h. im Bereich von etwa 11—30°, die durch Blatthebung gekennzeichnete Phase der endogenen Rhythmik durch Temperaturerhöhung gehemmt, durch

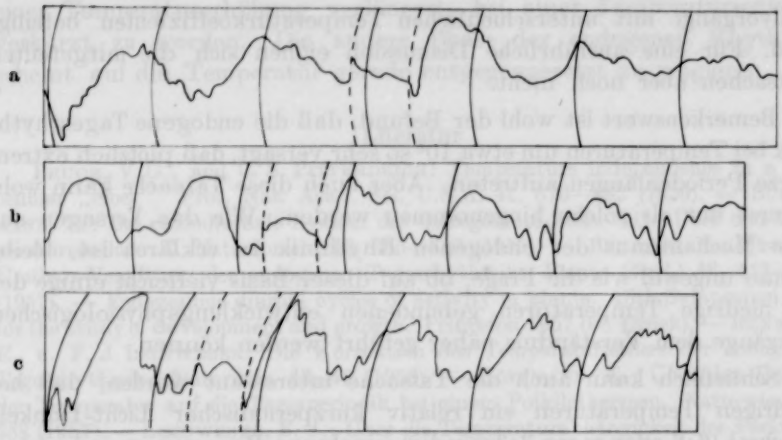


Abb. 13a—c. Ähnlich wie Abb. 11, jedoch wirkt die niedrige Temperatur ($5 \pm 1°$) nach Erreichen des Blatthebungsmaximums ein (d. h. nach dem Erreichen des Kurventiefpunktes). Es zeigt sich ein verzögerter Eintritt des nächsten Blattsenkungsmaximums

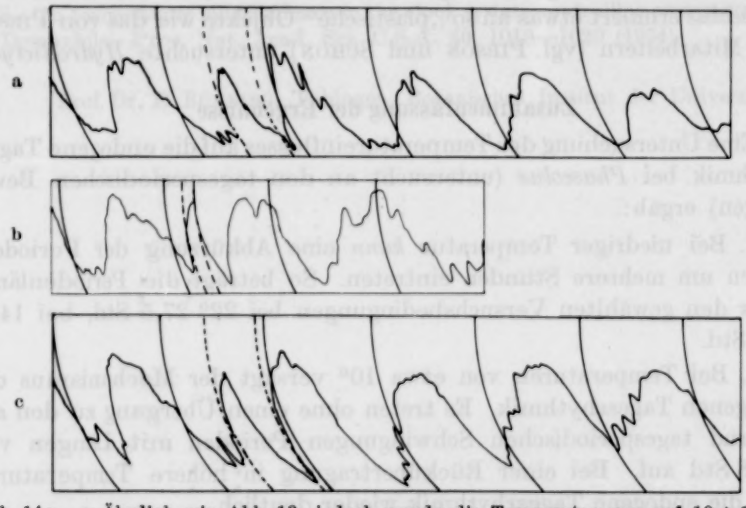


Abb. 14a—c. Ähnlich wie Abb. 13, jedoch wurde die Temperatur nur auf $10 \pm 1°$ verringert. Es tritt sofort mit Beginn der niedrigen Temperatur eine Blattsenkung (Kurvenhebung) ein, die offenbar als einfache thermonastische Reaktion aufzufassen ist. Die zur eigentlichen tagesperiodischen Bewegung gehörende Blattsenkung erfolgt verspätet

Temperaturerniedrigung beschleunigt wird. Die durch Blattsenkung gekennzeichnete Phase der endogenen Rhythmik wird durch Temperaturerhöhung beschleunigt durch Temperaturerniedrigung gehemmt.

Diskussion der Ergebnisse

Die Versuche bieten einen gewissen Anhalt für die Annahme, daß am Zustandekommen der endogenen Tagesrhythmik mehrere

Teilvorgänge mit unterschiedlichen Temperaturkoeffizienten beteiligt sind. Für eine ausführliche Diskussion eignen sich die mitgeteilten Tatsachen aber noch nicht.

Bemerkenswert ist wohl der Befund, daß die endogene Tagesrhythmik bei Temperaturen um etwa 10° so sehr versagt, daß plötzlich extrem kurze Periodenlängen auftreten. Aber auch diese Tatsache kann wohl vorerst nur als solche hingenommen werden. Wie das Versagen aus dem Mechanismus der endogenen Rhythmik zu erklären ist, bleibt ebenso ungewiß wie die Frage, ob auf dieser Basis vielleicht einige der an niedrige Temperaturen gebundenen entwicklungsphysiologischen Vorgänge dem Verständnis näher geführt werden können.

Schließlich kann auch die Tatsache interessant werden, daß bei niedrigen Temperaturen ein relativ kurzperiodischer Licht-Dunkel-Wechsel (6:6 oder sogar 3:3stündig) synchrone Bewegungen induzieren kann. Bei höheren Temperaturen ist das bekanntlich nicht möglich. Das bei den niedrigen Temperaturen beobachtbare Verhalten von *Phaseolus* erinnert etwas an so „plastische" Objekte wie das von Pirson und Mitarbeitern (vgl. Pirson und Schön) untersuchte *Hydrodictyon*.

Zusammenfassung der Ergebnisse

Eine Untersuchung des Temperatureinflusses auf die endogene Tagesrhythmik bei *Phaseolus* (untersucht an den tagesperiodischen Bewegungen) ergab:

1. Bei niedriger Temperatur *kann* eine Abkürzung der Periodenlängen um mehrere Stunden eintreten. So beträgt die Periodenlänge unter den gewählten Versuchsbedingungen bei 22° 27,5 Std, bei 14,5° 23,2 Std.

2. Bei Temperaturen von etwa 10° versagt der Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik. Es treten ohne einen Übergang zu den annähernd tagesperiodischen Schwingungen Perioden mit Längen von 8—18 Std auf. Bei einer Rückübertragung in höhere Temperaturen wird die endogene Tagesrhythmik wieder deutlich.

3. Im 12:12stündigen Licht-Dunkel-Wechsel treten auch bei den extrem niedrigen Temperaturen (z. B. bei 10°) tagesperiodische Bewegungen auf. Während bei mittleren Temperaturen ein Licht-Dunkel-Wechsel nur dann synchrone Bewegungen induziert, wenn er vom tagesperiodischen Licht-Dunkel-Wechsel nicht stark abweicht, sind bei Temperaturen um 10° synchrone Bewegungen auch im 6:6, zum Teil sogar im 3:3 Std Licht-Dunkel-Wechsel möglich. Auch bei 15° ist die größere Plastizität teilweise schon erkennbar.

4. Im Temperaturbereich von etwa 11—30° scheint die durch Blatthebung gekennzeichnete Phase der endogenen Tagesrhythmik bei

einer Temperaturerhöhung verlängert, bei einer Temperatursenkung verkürzt zu werden. Die andere Phase der endogenen Rhythmik scheint auf die Temperatur gerade entgegengesetzt zu reagieren.

Literatur

BRUCE, V. G., and C. S. PITTENDRIGH: Temperature independence in a unicellular „clock". Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **42**, 676—682 (1956). — BÜHNEMANN, F.: Das endodiurnale System der Oedogonium-Zelle. III. Über den Temperatureinfluß. Z. Naturforsch. **10**, 305—310 (1955). — BÜNNING, E.: Über die Urethan-Vergiftung der endogenen Tagesrhythmik. Planta (Berl.) **48**, 453—458 (1957). — Endogenous diurnal cycles of activity in plants. 15th Symposium Soc. for the study of development and growth. Princeton 1957 (im Druck). — BÜNNING, E., u. F. J. LEINWEBER: Die Korrektion des Temperaturfehlers der endogenen Tagesrhythmik. Naturwiss. **43**, 42 (1956). — HOFFMANN, K.: Über den Einfluß der Temperatur auf die Tagesperiodik bei einem Poikilothermen. Naturwiss. **44**, 358 (1957). — LEINWEBER, F. J.: Über die Temperaturabhängigkeit der Periodenlänge bei der endogenen Tagesrhythmik von Phaseolus. Z. Bot. **44**, 337—364 (1956). — PIRSON, A., u. W. J. SCHÖN: Versuche zur Analyse der Stoffwechselperiodik bei Hydrodictyon. Flora (Jena) **144**, 447—466 (1957). — PITTENDRIGH, C. S.: On temperature independence in the clock system controlling emergence time in Drosophila. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **40**, 1018—1029 (1954).

Prof. Dr. E. BÜNNING, Tübingen, Botanisches Institut der Universität

Planta, Bd. 50, S. 122—143 (1957)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Bonn

ZUR ATMUNG WACHSENDER WURZELSPITZEN

III. DAS VERHALTEN IN STICKSTOFF- UND HOCHPROZENTIGER SAUERSTOFFATMOSPHÄRE; DIE PASTEURSCHE REAKTION

Von

AUGUSTIN BETZ

Mit 1 Textabbildung

(Eingegangen am 12. Juni 1957)

In meristematisch wachsenden Geweben höherer Pflanzen wird die normale Atmung von einer aeroben Gärung begleitet (RUHLAND und ULLRICH 1936). In ihrer Neigung zur Gärung gleicht die embryonale Pflanzenzelle den ebenfalls plasmatisch wachsenden Tumorzellen von Tier (WARBURG 1926) und Pflanze (WHITE 1945; KLEIN 1952; JAGENDORF und BONNER 1953) und den niederen Pilzen. Die Grundbeobachtung wurde von verschiedenen Autoren bestätigt (RUHLAND und RAMSHORN 1938; NORRIS 1951, 1956; KANDLER 1950, 1953; KANDLER und VIEREGG 1953, POLLOCK 1953; KARLSSON und ELIASSON 1955; BETZ 1955). Sie findet eine indirekte Bestätigung in der von BETZ (1953) in meristematischen Wurzelspitzen beobachteten Neigung zur Reduktion des Redox-Indicators Prune pure.

Was diese aerobe Gärung für das embryonale Wachstum bedeutet, welches sie begleitet, ist noch völlig unbekannt. Aber schon die Analyse der Ursachen für diese Neigung zur Gärung verspricht einen tieferen Einblick in den Stoffwechsel plasmatisch wachsender Zellen und ist deshalb von stoffwechsel- und entwicklungsphysiologischem Interesse.

Die Bedingungen, welche für das Zustandekommen der aeroben Gärung in embryonal wachsenden Geweben verantwortlich sein könnten, lassen sich in drei Gruppen einteilen:

1. Besonderheiten der anatomisch erfaßbaren Struktur, welche die Zufuhr von Sauerstoff erschweren, wie dichte Packung plasmareicher Zellen, Fehlen bzw. geringe Zahl und Größe von Intercellularen.

2. Geringere Leistungsfähigkeit in der Endoxydation, bei gleicher oder gar größerer Kapazität in den einleitenden Reaktionen des Kohlenhydrat-(KH-)Abbaus.

3. Eingreifen anderer Prozesse (z. B. des Plasmawachstums) in den KH-Abbau.

Die erstgenannte Vorstellung, daß nämlich die dichte Lagerung plasmaerfüllter Zellen und der Mangel an Intercellularen, bzw. deren

capillare Verstopfung beim Abtrennen, den Zutritt von Sauerstoff erschweren und so die Meristeme zu einer Gärung zwingen könnten, hat KANDLER (1950) vertreten. Er hatte beobachtet, daß Mais-Wurzelspitzen, welche auch in seinen Versuchen normalerweise erheblich aerob gären, in reiner Sauerstoffatmosphäre mit einem RQ $\approx$ 0,8 atmen. Im Gegensatz dazu hatten RUHLAND und ULLRICH (1936) festgestellt, daß reiner Sauerstoff die aerobe Gärung meristematischer Gewebe nicht ganz zum Verschwinden bringt. In einer späteren Arbeit beschreibt auch KANDLER (1953) höhere, deutlich über 1 liegende Werte des Respirationsquotienten bei in O_2 gehaltenen meristematischen Organen. Trotz dieses Widerspruches ist KANDLERs frühere Deutung (1950), die aerobe Gärung der Meristeme sei nur die Folge eines erschwerten Sauerstoffzutritts, zur allgemein angenommenen Lehre in der Literatur geworden.

Mitverantwortlich hierfür mag sein, daß auch WARBURG (1926, 1954) die frühere Anschauung, nach der aerobe Glykolyse nicht allein das Tumorwachstum, sondern allgemein das embryonale Wachstum begleiten sollte, für letzteres nicht aufrecht erhält, weil sie zwar in Luft, aber nicht bei Sättigung mit Sauerstoff zu beobachten ist (vgl. auch NEGELEIN 1925). Nun ist das Fortdauern einer Gärung in O_2-Atmosphäre ein willkürlich gewähltes Kriterium. Bleibt trotz erhöhten O_2-Partialdruckes eine Gärung zu beobachten, so unterstreicht dies zwar deren Abhängigkeit von inneren Faktoren; wird sie aber unter solchen Bedingungen unterdrückt, so schließt dies nicht aus, daß trotzdem eine, vielleicht schwächere, Neigung zum Gärungsstoffwechsel besteht. So wird denn auch in der Tierphysiologie neuerdings wieder mit aerober Glykolyse beim embryonalen Wachstum gerechnet (DUSPIVA 1955; WAGNER 1957). Um den Widerspruch zwischen den Beobachtungen von RUHLAND und ULLRICH (1936) und KANDLER (1950), aber auch den zwischen den von KANDLER 1950 und 1953 veröffentlichten Daten aufzuklären, seien hier neue Versuchsergebnisse mitgeteilt. Sie zeigen, soviel sei vorweggenommen, daß zwar das Ausmaß der aeroben Gärung weitgehend durch die O_2-Versorgung modifiziert wird, daß aber die Neigung meristematischer Gewebe zur Gärung so groß ist, daß sie auch bei maximal gesteigertem Sauerstoffangebot noch hervortritt.

Vermögen die Verhältnisse der anatomischen Struktur nicht hinreichend zu erklären, wie es zur aeroben Gärung in embryonal wachsenden Zellen kommt, so liegt es nahe, den 2. Versuch einer Deutung zu prüfen, welcher eine unterschiedliche Aktivität der für Atmung bzw. Gärung zuständigen Enzymsysteme verantwortlich zu machen sucht. GODDARD und MEEUSE (1950) nehmen an, daß zwar die Enzyme für die einleitenden Schritte des KH-Abbaus und für die Gärung schon im embryonalen Pflanzengewebe voll aktiv sind, daß aber die Katalysatoren der Endoxydation erst während der weiteren Differenzierung an Bedeutung

zunehmen. Die Gärung im Meristem wäre leicht verständlich, wenn sein Fermentsystem in den einleitenden Schritten des KH-Abbaus leistungsfähiger wäre als in den abschließenden oxydativen Prozessen. Die im Überschuß gebildeten Zwischenprodukte könnten dann in den Seitenweg, in die Gärung abfließen.

Die Aktivität von Enzymsystemen zu vergleichen, ist nicht nur ein schwieriges Unterfangen, bei einem Vergleich von Geweben verschiedener Struktur ist es auch mit großer Unsicherheit belastet. Gerade Gewebe vacuolisierter Zellen, wie sie in der Streckungszone vorliegen, erleiden beim Homogenisieren einschneidende und im einzelnen nicht abzuschätzende Veränderungen, welche einen quantitativen Vergleich mit zellsaftfreien, rein plasmatischen Zellen, wie sie dem Meristem eigen sind, wenig beweiskräftig erscheinen lassen.

Aber auch am lebenden Organ ist die maximale Leistungsfähigkeit in den einzelnen Reaktionsschritten nur unsicher abzuschätzen. Einmal können Unterschiede in der Permeabilität den Zutritt der Substrate in verschiedenen Geweben unterschiedlich beeinflussen. Zum andern können Regulationsvorgänge, deren Gesamtheit ja das lebende System charakterisiert, in den einzelnen Zonen verschieden wirksam sein. Trotz dieser Bedenken schien es mir aber lohnend, Meristem und Streckungszone wenigstens in ihrer Leistungsfähigkeit bei reiner Gärung (unter anaeroben Bedingungen) und bei maximal gesteigerter Atmung zu vergleichen, wie sie bei meinem Objekt in nahezu reiner Sauerstoffatmosphäre auftritt. Aus den genannten Gründen gibt die anaerobe Gärung nicht unbedingt die maximale Kapazität in den einleitenden Schritten des Kohlenhydratabbaus an, ja vielleicht nicht einmal die der Gärung; und die maximal gesteigerte Atmung ist noch kein Maß der Kapazität zur Endoxydation. Aber beide sind Mindestwerte dieser Leistungen, denn soviel, wie wir messen, kann das Gewebe auf jeden Fall leisten.

Wie seit Pasteur (1876) bekannt ist, wird bei Gegenwart von Sauerstoff weniger KH abgebaut als bei reiner Gärung unter anaeroben Bedingungen. (Für unser Objekt wird dieses, der Pasteurschen Reaktion entsprechende Verhalten, in dieser Mitteilung nachgewiesen.) Die CO_2-Produktion bei anaerober Gärung in Stickstoffatmosphäre kann zwar einigermaßen als Maß der Leistungsfähigkeit in den einleitenden Schritten des KH-Abbaus gelten; zumindest als Mindestmaß, wenn man daran denkt, daß die Decarboxylierung der Brenztraubensäure vielleicht die Geschwindigkeit der Reaktion begrenzen könnte. In reinem Sauerstoff dagegen ist mit der Pasteurschen Regulation zu rechnen, und ihre Wirksamkeit könnte in beiden Zonen verschieden sein. Sollten aber die Enzymausstattungen für die einleitenden Reaktionen des KH-Abbaus und für die Endoxydation in beiden Zonen nicht im selben Verhältnis zueinander stehen, wie dies Goddard und Meeuse (1950) annehmen,

so wäre es sehr unwahrscheinlich, daß die inneren Regulationen beider Gewebe gerade so antagonistisch wirken sollten, daß sie Unterschiede in der Kapazität zur Atmung und zur Gärung völlig verwischen würden. Der Erwartung nach müßte der Quotient

$$\frac{\text{anaerobe Gärung}}{\text{maximal gesteigerte Atmung}}$$

im Meristem größer sein als in der Streckungszone und der Quotient

$$\frac{\text{maximal gesteigerte Atmung des Meristems}}{\text{maximal gesteigerte Atmung der Streckungszone}}$$

müßte kleiner sein als $\frac{\text{anaerobe Gärung des Meristems}}{\text{anaerobe Gärung der Streckungszone}}$.

Ohne allerdings völlig beweiskräftig zu sein, müßte dieser Vergleich, falls er erwartungsgemäß ausfällt, doch einen Hinweis geben, ob tatsächlich die aerobe Gärung des Meristems von einer größeren Leistungsfähigkeit in den einleitenden Reaktionen des KH-Abbaus und einer geringeren in der Endoxydation herrühren kann.

Einleitend erwähnte ich eine dritte Art von Bedingungen, welche vielleicht die aerobe Gärung embryonal wachsender Zellen verursachen könnten, nämlich das Eingreifen von Wachstumsvorgängen in den Verlauf des KH-Abbaus. Hierher gehört die Vorstellung, welche Holzer (1953) an Hefezellen entwickelte. Er nimmt an, daß energisches Wachstum zu einer raschen Spaltung von Adenosintriphosphorsäure (ATP) führt, wodurch ein hoher Spiegel an Adenosindiphosphorsäure (ADP) und anorganischem Phosphat herrscht. Deren Angebot aber fördert nach der Vorstellung von Lynen (1941) die einleitenden Schritte des Kohlenhydratabbaus. Nach Holzer (1953) sollen die in überreichlicher Menge gebildeten Zwischenprodukte (besonders Brenztraubensäure) für Synthesen zur Verfügung stehen, ihr Überschuß aber soll in die aerobe Gärung abfließen. Nicht erklärt wird durch diese Hypothese, weshalb die „überschüssigen" Zwischenprodukte vergoren und nicht veratmet werden sollen. Holzers Vorstellungen werden noch eingehender zu diskutieren sein (S. 137 ff.; vgl. auch Betz 1957). Seine Anschauung erklärt die aerobe Gärung wachsender Zellen nicht statisch mit einer verschiedenen Ausstattung an Enzymsystemen für Endoxydation und Gärung, sondern dynamisch mit dem Eingreifen der Stoffwechselleistung beim plasmatischen Wachstum durch eine raschere Spaltung von ATP; es sei denn, man wollte für das Abfließen der Zwischenprodukte in die Gärung wieder eine begrenzte Leistungsfähigkeit der für die Endoxydation zuständigen Enzymsysteme verantwortlich machen. Das aber verbieten Holzers (1953) eigene Ergebnisse. Er beobachtete nämlich, daß wachsende Hefezellen nicht nur stärker gärten, sondern zugleich auch weniger stark atmeten als in N-freier Nährlösung gehaltene, nicht wachsende Zellen. Entsprechendes hatten für höhere Pflanzen schon

RUHLAND und RAMSHORN (1938) gezeigt. Durch hohe Anzuchttemperatur oder Wuchsstoffe zu energischem Wachstum angeregte Gewebe atmeten, bei gleichzeitiger starker aerober Gärung, weniger intensiv als die Kontrollgewebe. Es ist völlig unwahrscheinlich, daß alle diese Bedingungen, welche das Plasmawachstum fördern [Ammonsalz (HOLZER), hohe Anzuchttemperatur, β-Indolylessigsäure, Gewebepreßsäfte (RUHLAND und RAMSHORN)] zugleich auch direkt die Fähigkeit zur Endoxydation einschränken sollten. Viel eher ist damit zu rechnen, daß das Plasmawachstum, welches durch alle diese Eingriffe stimuliert wird, seinerseits in das Atmungsgeschehen eingreift.

In Erweiterung der Vorstellungen von HOLZER (1953) vermutete ich (1957), daß bei energischem Plasmawachstum Zwischenprodukte des KH-Abbaus ständig in die Eiweißsynthese abfließen. Dann aber würden einzelne Stufen des KH-Abbaus, besonders auch des Krebsschen Atmungscyclus, von größeren Substanzmengen durchflossen als es der als Sauerstoffverbrauch gemessenen Atmung nach den Anschein hat. Einzelne Reaktionsschritte könnten dann zum begrenzenden Faktor der Atmung werden, obwohl die Endoxydation noch nicht ihre maximale Leistungsfähigkeit erreicht hat. Bei begrenzter Atmungsleistung ist von vornherein mit einem relativ hohen Spiegel an anorganischem Phosphat und ADP zu rechnen, wie ihn HOLZER (1953) als Voraussetzung einer aeroben Gärung fordert. Rasche Spaltung von ATP im Sinne HOLZERS könnte ihn weiter erhöhen.

Die Hypothese setzt voraus, daß auch in den Meristemen höherer Pflanzen die Pasteursche Reaktion den KH-Abbau reguliert. Sie kann aber nur dann richtig sein, wenn auch in Luft, wo die Meristeme ja atmen und zugleich gären, ihre Kapazität zum KH-Abbau durch Atmung und Gärung noch nicht völlig ausgelastet ist.

Diese Verhältnisse am Gaswechsel zu prüfen, bezwecken und erlauben die in dieser Arbeit mitgeteilten Versuche.

Methodik

Als Objekte dienten die Spitzen junger Keimwurzeln von *Pisum sativum* (Kleine Rheinländerin) und in einigen orientierenden Versuchen solche von *Zea Mays* (Silomais). Für Anzucht, Präparation und Messung gilt im wesentlichen dasselbe wie in der früheren Mitteilung (BETZ 1955). Zwischen dem Abtrennen und Einwiegen der Organe wurde dreimaliges Waschen in Nährlösung (gegenüber einmaligem früher) eingeschaltet, um einen Einfluß von Wundhormonen tunlichst zu vermeiden (vgl. RUHLAND und RAMSHORN 1939). Da günstigere Arbeitsbedingungen erlaubten, die doppelte Menge an Material zu präparieren, ohne die kritische Zeit dafür zu verlängern, konnte auch in größeren Reaktionsgefäßen von etwa 8 ml Inhalt gemessen werden.

Die Gase wurden Stahlflaschen entnommen und durch Absorptionsrohre geleitet, welche entweder alkalische Pyrogallollösung (für Stickstoff) oder verdünnte Natronlauge (für die sauerstoffhaltigen Gemische) enthielten, und anschließend in

ausgekochtem Aqua dest. gewaschen. Um störende Kondenswasserbildung in den Manometern zu vermeiden, mußte die letzte Waschflüssigkeit auf etwa 15° C gekühlt werden. Nach 15minütigem Begasen wurden die Gefäße weitere 15 min zum Temperaturausgleich geschüttelt.

Ergebnisse

1. Atmung und Gärung bei intensivierter Sauerstoffversorgung

Isolierte Wurzelspitzen sind, im Gegensatz zu solchen an der intakten Pflanze, verletzt, von ihrer normalen Nährstoffversorgung abgeschnitten und in waagerechter Lage einem dauernden geotropischen Reiz ausgesetzt. Ihr Verhalten kann daher nur mit großer Vorsicht mit dem an der Pflanze verglichen werden. Sie befinden sich in einer Nährlösung, welche ein kräftiges Wachstum ermöglicht, aber keine Kulturmethode isolierter Organe vermag dieselben günstigen Bedingungen gerade für das meristematische Wachstum zu bieten, wie sie an der intakten Pflanze herrschen (vgl. auch WIGHTMAN und BROWN 1953). Um wenigstens bezüglich der Sauerstoffversorgung möglichst natürliche Bedingungen zu schaffen, wurde zunächst nur soviel Nährlösung zugegeben, daß die Organe nicht ganz untertauchten, aber capillar benetzt wurden, und eine mäßige Bewegung des Gefäßinhaltes den Gasaustausch über das durch reine Diffusion geleistete Ausmaß hinaus förderte. An der Pflanze wachsende Wurzelspitzen dürften kaum jemals einen leichteren Gasaustausch mit der Atmosphäre genießen. Wenn nun durch experimentelle Maßnahmen die Bedingungen für den Gasaustausch und im besonderen für den Zutritt von Sauerstoff verbessert wurden, so kann es sich dabei nicht darum handeln, „natürlichere" Bedingungen zu schaffen, im Gegenteil, es sollen gerade weniger natürliche Verhältnisse den Zutritt von Sauerstoff fördern, damit sich zeige, wie weit leichterer Sauerstoffzutritt den Gaswechsel zu beeinflussen vermag.

Der Zutritt von Sauerstoff kann erleichtert werden durch Einleiten von hochkonzentriertem Sauerstoff (rein oder mit Stickstoff gemischt) oder auch durch kräftigeres Schütteln, wobei es notwendig ist, gleichzeitig die gebotene Menge an Flüssigkeit zu erhöhen, denn nur dann wird das Schütteln wirksamer (vgl. Nr. 2 und 3 in Tab. 1). Beide experimentellen Bedingungen sind nicht ganz unbedenklich, denn sie bringen nicht allein eine verbesserte O_2-Zufuhr. Besteht im ersten Fall die Gefahr einer Sauerstoffvergiftung, so bringt der zweite eine dauernde Änderung der geotropischen Reizsituation. Ändert die so bewirkte verstärkte Sauerstoffversorgung die Intensität von Atmung und Gärung, etwa im Sinne einer Förderung der Atmung und einer Hemmung der Gärung, so *kann* dies als *Hinweis* gelten, daß die normale aerobe Gärung von Strukturverhältnissen herrührt, welche den Sauerstoffzutritt erschweren; es kann aber noch *nicht* als schlüssiger *Beweis* dafür gelten. Verbleibt

aber trotz gesteigerter Zufuhr von Sauerstoff ein Rest an Gärung, so sagt dies mit Sicherheit, daß die aerobe Gärung ein Vorgang ist, mit dem wir bei meristematisch wachsenden Wurzelspitzen unter allen Umständen rechnen müssen. Es ist damit zwar noch nicht bewiesen, daß diese aerobe Gärung ihre Ursache in den inneren Bedingungen des Stoffwechsels hat, aber es ist doch sehr wahrscheinlich gemacht, daß diese Gärung dem Meristem nicht *allein* durch seine Strukturverhältnisse aufgezwungen ist.

a) Versuche in Luft. In Tabelle 1 sind einige Versuchsgruppen aufgeführt, welche zeigen, in welch weitem Bereich der Gaswechsel

Tabelle 1. *Gasumsatz meristematischer Wurzelspitzen (0—2 mm-Zone) von Pisum sativum unter verschiedenen Bedingungen (aber stets in Luft) gemessen. Die Versuchsgruppen Nr. 1 und 4 einerseits und Nr. 2 und 3 andererseits stellen gleichzeitig durchgeführte Parallelmessungen dar*

Nr.	Bedingungen bei der Messung				Zahl der Versuche (je mit 3 Gefäßpaaren)	Umsatz 1.—3. Std			Umsatz 4.—6. Std		
	Gefäßgröße ml	Flüssigkeitsmenge µl	Gewebemenge W-Sp	Schüttelfrequenz		RQ	QO_2	QCO_2	RQ	QO_2	QCO_2
1	~4	100	10	70/min	5	1,57	— 62	+ 96	1,68	— 50	+ 83
2	~4	100	10	70/min	3	1,58	— 62	+ 97			
3	~4	200	10	70/min	3	1,18	— 83	+ 98			
4	~8	200	10	70/min	5	1,24	— 78	+ 96	1,34	— 67	+ 89
5	~8	200 + Filtrier-Papier	10	120/min	3	1,13	— 92	+104	1,24	— 89	+110
6	~8	200	10	120/min	5	1,04	—104	+108	1,19	— 94	+112
7	~8	300	10	120/min	3	1,02	—113	+115	1,09	—100	+109
8	~8	400	10	120/min	3	0,98	—120	+118	1,03	—119	+122

meristematischer Wurzelspitzen durch experimentelle Bedingungen modifiziert werden kann.

Meine früher mitgeteilten Werte (BETZ 1955) treten unter denselben Meßbedingungen wieder auf, mit recht guter Übereinstimmung der absoluten Größen. Der CO_2-Austausch schwankt nur wenig, und ich möchte die Unterschiede in den CO_2-Werten nicht als sicher reell ansehen. Dagegen läßt sich der Sauerstoffverbrauch durch kräftigeres Schütteln in größeren Mengen an Nährlösung nahezu verdoppeln. Die Respirationsquotienten nähern sich dabei dem Wert 1. Sie sind zwar, besonders in den späteren Versuchsstunden, allgemein etwas größer als 1. Aus ihrer absoluten Höhe wäre aber nicht mit Sicherheit zu schließen, daß eine wesentliche aerobe Gärung trotz gesteigerter Belüftung bestehen bleibt. Einen kleinen Hinweis darauf allerdings kann man aus der Tendenz der Atmungsquotienten entnehmen, im Laufe des Versuchs leicht anzusteigen. Aber dieses schwache Steigen würde für sich allein nicht viel besagen, wenn es nicht in den weiterhin zu besprechenden

Versuchen mit erhöhtem Sauerstoffpartialdruck entschiedener wiederkehren würde.

b) Versuche in höher konzentrierter Sauerstoffatmosphäre. Tabelle 2 gibt die Respirationsquotienten von *Pisum*-Wurzelspitzen in verschiedenen Sauerstoff/Stickstoff-Gemischen wieder. Nach dem Einleiten sauerstoffreicher Gasgemische zeigen die meristematischen Abschnitte zunächst deutlich von 1 nach unten abweichende Werte; weniger auffallend ist dies bei der Streckungszone. Sehr rasch nähern sich die Atmungsquotienten dem Wert 1; schon 2—3 Std nach Versuchsbeginn liegt die noch vorhandene geringfügige Abweichung von 1

Tabelle 2. *Respirationsquotienten der Wurzelabschnitte von Pisum sativum in verschiedenen Sauerstoff-Stickstoff-Gemischen*

Zone	Gasgemisch	Temperatur °C	Zahl der Versuche (je mit 3 Gefäßpaaren)	1.	2.	3.	4.	5.	6.
				Std					
0—2 mm (Meristem)	96% O_2	20	6	0,82	0,98	1,00	1,08	1,09	1,13
	58% O_2	22	6	0,82	0,99	1,05	1,09	1,12	1,09
	40% O_2	22	5	0,93	1,00	1,09	1,10	1,13	1,14
2—5 mm (Streckungszone)	96% O_2	20	6	0,92	0,98	0,95	1,00	1,03	1,05
	58% O_2	22	6	0,91	0,97	1,03	1,04	1,05	1,06
	40% O_2	22	5	0,98	0,99	1,02	1,04	1,04	1,07

innerhalb der Fehlergrenze. Von der vierten Stunde an wird die Größe des RQ = 1 deutlich überschritten. In der 5. und 6. Std zeigt der Atmungsquotient eine zwar schwache, aber doch eindeutig feststellbare Gärung an. Das grundsätzliche Verhalten, nämlich sehr niederer RQ unmittelbar nach dem Einleiten von Sauerstoff und kontinuierlicher Wiederanstieg der Größe des RQ auf deutlich über 1 liegende Werte, wurde regelmäßig und in sämtlichen 29 durchgeführten Messungen (mit je 3 Gefäßpaaren) beobachtet (einige davon konnten wegen etwas variierter Versuchsbedingungen nicht in die Tabelle mit aufgenommen werden). Auch stärkeres Schütteln (120/min) in größeren Mengen an Nährlösung brachte kein anderes Ergebnis.

Der beobachtete Anstieg des Atmungsquotienten kann keinesfalls mit einer Abnahme des verfügbaren Sauerstoffs erklärt werden, denn bei den Versuchen mit 96%igem O_2 sind nach 6 Std erst 1,5% der ursprünglich vorhandenen Menge an Sauerstoff verbraucht.

In der Streckungszone liegen die RQ-Werte auch gegen Ende der Versuche nur wenig über 1. Wenn man sie für sich allein betrachtete, könnte man nicht mit Sicherheit auf ein Wiederauftreten der Gärung schließen. Aber der auch hier völlig regelmäßige Wiederanstieg der RQ-Werte weist doch sehr daraufhin, daß auch in der Zone von 2—5 mm

hinter der Spitze die schon früher in Luft beobachtete schwächere Gärung (BETZ 1955) auch in hochkonzentriertem Sauerstoff noch bemerkbar bleibt. Dies ist nicht verwunderlich, denn eine Trennung nach Zonen verschiedener Leistung (plasmatisches und Streckungswachstum) kann nicht völlig scharf sein. Der Anstieg der RQ-Werte rührt nicht nur von einer relativen, sondern entscheidend von einer absoluten Zunahme der CO_2-Ausscheidung her (Abb. 1). Das Meristem der Erbsenwurzel nimmt zwar in der ersten Stunde nach dem Einleiten von Sauerstoff mehr O_2 auf als später; von der 2. Std an bleibt aber der Sauerstoffverbrauch ziemlich konstant, während der CO_2-Ausstoß während der ganzen 6stündigen Versuchszeit ansteigt. Auch dieses Verhalten bestätigen weitere Einzelversuche, welche wegen kleinerer Variationen in den Meßbedingungen nicht zu Mittelwerten zusammengefaßt werden konnten.

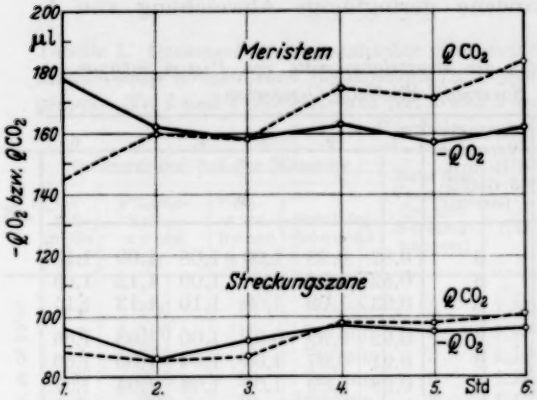


Abb. 1. *Pisum sativum*. Verlauf der Atmung von Wurzelabschnitten in 96%iger Sauerstoffatmosphäre

Es ist anzunehmen, daß bei plötzlich erhöhtem Sauerstoffangebot die Gleichgewichtslage zwischen oxydierter und reduzierter Stufe einer Reihe von Zellbestandteilen, in erster Linie der Redox-Systeme, also besonders der Atmungsenzyme, und mittelbar auch deren Substrate, verschoben wird zugunsten der oxydierten Stufen. Vielleicht werden auch die zuvor gebildeten hochreduzierten Produkte der aeroben Gärung[1] teilweise wieder abgebaut. [PHILLIPS (1947) zeigte, daß sehr junge Reiskeimlinge, im Gegensatz zu älteren, den in einer anaeroben Phase gebildeten Alkohol langsam wieder abbauen können.] Die vom Meristem der Erbsenwurzel aufgenommene Menge an Extra-O_2 könnte der Größenordnung nach etwa ausreichen, diejenige Menge an Äthanol zu Essigsäure zu oxydieren, welche bei kräftiger aerober Gärung in einer Stunde gebildet wird (nach eigenen noch nicht abgeschlossenen Äthanolbestimmungen). Ein ähnliches Verhalten, nämlich einen Verbrauch von Extra-O_2, kann man beobachten, wenn man Wurzelspitzen 3 Std lang in Stickstoffatmosphäre gären läßt und sie dann wieder belüftet. Dieser Vorgang entspricht dem „repayment of an oxygen debt" der amerikanischen Autoren (PHILLIPS 1947, GODDARD und MEEUSE 1950).

[1] Einen Verbrauch an Äthanol durch meristematische Wurzelspitzen, welche in Sauerstoffatmosphäre gehalten wurden, zeigten inzwischen weitere, kurz vor dem Abschluß stehende Versuche.

Der niedere Respirationsquotient nach dem Einleiten sauerstoffreichen Gases weist daraufhin, daß in dieser ersten Phase eine zusätzliche Oxydation von Intermediärprodukten den normalen Kohlenhydratabbau überlagert. Die Oxydationsprozesse sind erheblich gesteigert, was sich in einem um 50% bis 150% vermehrten Sauerstoffverbrauch äußert. Es ist erstaunlich, daß gerade das empfindliche Meristem nach einer nur wenige Stunden währenden Umstellungsphase wieder zu einer Gärung zurückkehrt. Man kann in dieser kontinuierlichen und regelmäßigen Vermehrung des CO_2-Ausstoßes nichts anderes als eine Anpassung sehen. Würde die aerobe Gärung in nahezu reinem Sauerstoff völlig und dauernd unterdrückt, so wäre dies noch kein schlüssiger Beweis für die Vorstellung, die aerobe Gärung habe ihre Ursache ausschließlich in strukturellen Gegebenheiten, welche dem Sauerstoff den Zutritt erschweren; denn eine so bedeutende Steigerung des Sauerstoffverbrauches könnte den Stoffwechsel entscheidend umstimmen, was sie ja vorübergehend auch tut. Bliebe beim Übergang zu höherem O_2-Partialdruck von vornherein eine (vielleicht nur geringfügige) Gärung bestehen, so wäre dies auch noch kein schlüssiger Beweis für die entgegengesetzte Annahme, die aerobe Gärung sei eine Folge des besonderen Stoffwechseltyps der untersuchten Organe. Die beobachtete vorübergehende Unterdrückung der Gärung bei hohem Sauerstoffverbrauch und die allmähliche Rückkehr zur Gärung trotz nahezu gleichbleibendem hohem Gasumsatz aber läßt keine andere Deutung mehr möglich erscheinen, als daß eben nicht allein die Strukturverhältnisse dem Meristem die Gärung aufzwingen, sondern daß diese, zumindest teilweise, von seinem eigenen Stoffwechselverhalten herrührt.

Es bleibt noch offen, warum dieses Verhalten entschiedener in hochprozentiger Sauerstoffatmosphäre als in Luft zu beobachten ist. Eine direkte Wirkung der Schüttelbewegung, möglicherweise über einen dauernd wechselnden geotropischen Reiz, ist nicht sehr wahrscheinlich, denn in fast reinem Sauerstoff wirkt sich dasselbe Schütteln nicht entsprechend aus. Bei den in Luft gehaltenen, aber in größerer Flüssigkeitsmenge energischer geschüttelten Wurzelabschnitten ist der O_2-Verbrauch zwar auch gesteigert, aber doch weit weniger als in reinem O_2. Die ganze Anpassungsreaktion läuft in diesem Fall langsamer ab, und vielleicht ist hier die Einstellung des neuen Gleichgewichts lediglich verzögert gegenüber der entschiedeneren Umschaltung in Sauerstoff. Ein über längere Zeit verteilter Verbrauch an Extra-O_2 könnte möglicherweise die gleichzeitige Produktion von Extra-CO_2 nahezu verdecken.

Das Verhalten der Wurzelmeristeme bei gesteigerter Belüftung, besonders in den Versuchen in hochprozentigem Sauerstoff zeigt, daß die normalerweise in Luft zu beobachtende starke aerobe Gärung teilweise von einer unzureichenden Sauerstoffversorgung herrühren *kann*. Da solche Experimente nicht allein den O_2-Zutritt verändern, sondern

das ganze Atmungsgeschehen entschieden umstimmen (vgl. die niederen Respirationsquotienten nach dem Einleiten von Sauerstoff), ist nicht abzuschätzen, ob tatsächlich die Strukturverhältnisse durch eine Behinderung des O_2-Zutrittes so wesentlich für das Ausmaß der aeroben Gärung verantwortlich sind, wie dies aus unseren Meßwerten möglich erscheint.

Keinesfalls kann im O_2-Zutritt die *einzige* Ursache der aeroben Gärung gesehen werden, denn es bliebe dann unverständlich, warum meristematische Wurzelspitzen nach einer 2—3stündigen Phase der Anpassung an den hohen O_2-Partialdruck doch wieder zur Gärung zurückkehren.

In wenigen orientierenden Versuchen wurde auch das Verhalten von Maiswurzelspitzen in Sauerstoffatmosphäre geprüft. Deren Meristem verhält sich grundsätzlich gleich dem von *Pisum sativum*, d. h. nach einer einleitenden Phase mit Extra-O_2-Verbrauch kehrt es allmählich wieder zu einer aeroben Gärung zurück. Allerdings scheint diese Rückkehr zur Gärung um 1—2 Std später als bei *Pisum* einzusetzen.

2. Der Gasumsatz bei reiner Gärung und bei Atmung; die Pasteursche Reaktion

In Stickstoffatmosphäre ist die Pflanze zu reiner Gärung gezwungen. Da die anaerobe Gärung der Wurzelmeristeme von *Pisum sativum* nicht konstant bleibt, sondern im Versuch beständig absinkt, wurde für diese Betrachtung der Umsatz in der ersten Versuchsstunde zum Vergleich herangezogen. Auf eine Interpolation auf die Zeit 0 wurde verzichtet. Würde das Absinken vor Beginn der Messungen, während der etwa 30 min währenden Zeitspanne, welche für das Gaseinleiten und zum Temperaturausgleich benötigt wird, mit eingerechnet werden, so würden die Gärungswerte dadurch etwas größer werden (um maximal 14%); da aber bei reiner Gärung sowieso weitaus der bedeutendste Umsatz stattfindet, konnte darauf verzichtet werden, die Daten mit dem nur unsicher abzuschätzenden Interpolationsbetrag zu belasten. Das Ergebnis würde sich dadurch nicht ändern.

In 96%igem Sauerstoff nehmen die meristematischen Wurzelspitzen während der ersten Versuchsstunden Extra-O_2 auf. Als Maß des Kohlenhydratabbaus kann — da ja nicht bekannt ist, welche Systeme innerhalb der Zelle von diesem Extra-O_2 oxydiert werden — nur die Menge an ausgeschiedenem Kohlendioxyd gelten. Die CO_2-Produktion wächst bei hohem Sauerstoffangebot mit der Zeit. Auch wenn man diese Veränderung berücksichtigte, würde sich am Gesamtbild nichts grundsätzlich ändern.

Weil in der Zeitspanne von 3—6 Std wesentliche Anpassungsvorgänge in der Pflanze ablaufen, welche die ursprüngliche Leistungsfähigkeit überlagern, wurde dem Vergleich die erste Versuchsstunde zugrunde gelegt und darauf verzichtet, die späteren Beträge an ausgeschiedenem CO_2 mit heranzuziehen.

In Luft gehalten scheiden die Meristeme mehr CO_2 aus als ihrer Sauerstoffaufnahme entspricht, falls dies nicht durch extrem starke Belüftung und daraus folgende gesteigerte O_2-Aufnahme vorübergehend verdeckt wird. Aus der Atmung, also aus rein oxydativem Abbau von Kohlenhydraten, kann höchstens die der Sauerstoffaufnahme äquivalente Menge an Kohlendioxyd stammen. Die Restmenge an ausgeschiedenem CO_2 stammt überwiegend von einer alkoholischen Gärung her. Schon RUHLAND und RAMSHORN (1938) hatten Alkohol in Meristemen nachgewiesen. GODDARD (1948) bezeichnet (nach unveröffentlichten Analysendaten von MEEUSE) die *anaerobe* Gärung von Erbsenkeimlingen als eine reine alkoholische [vgl. auch PHILLIPS (1947) für sehr junge Reiskeimpflanzen]. Eigene noch unveröffentlichte Beobachtungen zeigen, daß kräftig *aerob* gärende *Pisum*-Wurzelspitzen Äthylalkohol in nahezu der Extra-CO_2-Ausscheidung äquivalenten Mengen erzeugen. Unter diesen Voraussetzungen kann man aus den Gaswechseldaten direkt auf die abgebauten Mengen an Kohlenhydrat schließen. Da 1 Mol Hexose in der Atmung 6 Mol CO_2, in der Gärung 2 Mol CO_2 liefert, gibt

$$\text{Atmungs-}CO_2 + 3 \times \text{Gärungs-}CO_2$$

ein Maß für die abgebauten Mengen an KH an. Die Maßeinheit sind μl CO_2/Std $\times$ 100 mg Frischgewicht; 22,4 μl CO_2 entsprechen $^1/_6 \times 10^{-6}$ Mol Hexose.

Tabelle 3. *Gaswechsel der Wurzelabschnitte von Pisum sativum in Stickstoff, in Luft und in Sauerstoff. (Meßwerte der ersten Versuchsstunde nach dem Einleiten der Gase, gemessen bei 20° C; QO_2 und QCO_2 in μl/100 mg Frischgewicht. Die Zahl bei den Luftwerten gibt an, aus welcher Versuchsgruppe in Tabelle 1 die Werte stammen)*

Zone	Atmosphäre	n (je 3 Gefäßpaare)	Gasumsatz		CO_2 aus		CO_2 aus Atmung + 3 × CO_2 aus Gärung
			QO_2	QCO_2	Atmung	Gärung	
					(μl/Std · 100 mg Frischgewicht)		
0—2 mm (Meristem)	N_2	30 Einzelmessungen	—	+ 83	—	83	249
	Luft (1)	5	— 67	+ 108	67	41	190
	Luft (4)	5	— 87	+ 106	87	19	144
	(Luft (8)	5	—120	+ 119	119	—	119
	O_2 (96%)	6	—177	+ 145	145	—	145
2—5 mm (Streckungszone)	N_2	30 Einzelmessungen	—	+ 55	—	55	165
	Luft	6	— 61	+ 72	61	11	94
	Luft	4	— 70	+ 73	70	3	79
	O_2 (96%)	6	— 95	+ 88	88	—	88

Sowohl im Meristem als in der Streckungszone erfolgt der stärkste Kohlenhydratabbau in Stickstoffatmosphäre (Tabelle 3), also bei reiner Gärung.

Sowohl in Luft als in reinem Sauerstoff wird wesentlich weniger Kohlenhydrat umgesetzt. Beide Zonen der Erbsenwurzel verfügen über den mit dem Namen Pasteur verknüpften Regulationsvorgang im Kohlenhydratabbau und zwar in recht ausgeprägtem Maße. Auffallenderweise besteht im KH-Abbau kein wesentlicher, aus unseren Daten mit Sicherheit feststellbarer Unterschied zwischen Luft und nahezu reinem Sauerstoff. Die Pasteursche Regulation ist demnach schon bei etwa 21% Sauerstoff voll wirksam. Eine weitere Erhöhung des Sauerstoffangebotes vermag zwar die aerobe Gärung, wenigstens in den ersten Stunden, zu unterdrücken, sie steigert aber dabei die Atmung so sehr, daß keine wesentliche Einsparung an Kohlenhydrat erfolgt. Dies heißt aber auch, daß Meristeme in Luft bei weitem nicht die Kohlenhydratmengen als CO_2 ausscheiden und zu Äthanol verarbeiten, zu deren Abbau sie an sich in der Lage sind.

Es mag befremden, daß dieser Untersuchung als Bezugsgröße für den Gasumsatz stets das Frischgewicht und nicht der Protein-N zugrunde liegt. Die damit erzielte Arbeitsersparnis ist aber durchaus erlaubt, denn es sollen ja stets dieselben Zonen unter verschiedenen Bedingungen verglichen werden. Unserer früheren Feststellung (Betz 1955) von der geringeren Atmung der Meristeme geschieht damit kein Abbruch. Beziehen wir die Menge an Atmungs-CO_2 in Sauerstoff und die in Stickstoffatmosphäre gemessene Menge an Gärungs-$CO_2 \times 3$ auf die früher gefundenen Protein-Stickstoffwerte (Betz 1955), so erhalten wir die (maximale) Kapazität zur Atmung und zur Gärung in beiden Zonen (Tabelle 4).

Wie immer, wenn als Bezugsgröße für Gaswechselmessungen der Protein-N zugrunde gelegt wird, der als relatives Maß der Plasmamenge gelten kann, so ist es nicht das Meristem, sondern die Streckungszone, welche den regeren Umsatz zeigt. Die Streckungszone der Erbsenwurzel setzt in der Atmung (in O_2-Atmosphäre) und in der anaeroben Gärung 1,5 bzw. 1,6 mal soviel KH um wie das Meristem. Beide Zonen bauen in der anaeroben Gärung größere Mengen an KH ab als bei maximal gesteigerter Atmung, woraus, wie schon gesagt, das Vorwalten der Pasteurschen Regulation hervorgeht. Auch die Quotienten

$$\frac{\text{anaerobe Gärung}}{\text{maximal gesteigerte Atmung}}$$

sind in beiden Zonen von derselben Größenordnung; *in beiden Zonen ist demnach die Pasteursche Reaktion etwa im selben Ausmaß wirksam.* Der kleine Unterschied (1,72 im Meristem und 1,87 in der Streckungszone) kann nicht sicher als reell gelten. Wollte man ihn aber berücksichtigen, so würde er besagen, daß größere Leistung im Gärungsstoffwechsel und geringere in den oxydativen Prozessen nicht etwa dem Meristem, sondern der Streckungszone zukäme. Keinesfalls kann aus meinen Messungen

gefolgert werden, daß Meristem und Streckungszone sich in der *relativen* Leistungsfähigkeit zur Atmung und zur Gärung *wesentlich* unterscheiden. Verschieden sind nur die *absoluten* Leistungen: Die Streckungszone ist sowohl in der anaeroben Gärung als in der Sauerstoffatmung aktiver als das Meristem, aber etwa in demselben Verhältnis bei beiden.

Wie einleitend erwähnt wurde, dürfte in Geweben, in welchen die Pasteursche Reaktion herrscht, der Sauerstoffverbrauch auch unter optimalen Bedingungen noch kleiner sein als die Kapazität der Endoxydation. Um diese zu beurteilen, müßte man die Atmung bei völlig ausgeschalteter Regulationsfähigkeit messen können. Würden sich Meristem und Streckungszone in der Kapazität zur Endoxydation nur um den gleichen Faktor unterscheiden wie in der zur Atmung und zur anaeroben Gärung, so wäre dies ein strenger Beweis gegen die Auffassung, die aerobe Gärung rühre von einer geringeren Leistungsfähigkeit der für die Endoxydation zuständigen Enzymsysteme und einer relativ größeren der für die Gärung zuständigen Systeme her. Meine Messungen liefern diesen strengen Beweis nicht, denn sie hatten der maximalen Leistungsfähigkeit in der Atmung gegolten; bei ihnen ist der Einwand möglich, in beiden Zonen verschieden wirksame Regulationsvorgänge könnten das Ergebnis mit beeinflußt haben. Wenn meine Versuche zwar nicht diesen strengen Beweis gegen die These von der unterschiedlichen Aktivität der Gärungs- und Oxydationsenzyme als Ursache der aeroben Gärung liefern können, so geben sie aber erst recht keinerlei Hinweis *für* solche Vermutung.

Tabelle 4. *Kohlenhydratabbau der Wurzelabschnitte von Pisum sativum bei maximal gesteigerter Atmung in Sauerstoff- und bei reiner Gärung in Stickstoffatmosphäre, bezogen auf 1 mg Protein-N (Gasumsatz nach Tabelle 3, Gehalt an Protein-N nach* Betz *1955*)

	CO_2 aus Atmung bzw. 3 × CO_2 aus Gärung		Str.-Zone / Meristem
	Meristem	Str.-Zone	
Atmung (in 96% O_2)	94	142	1,51
Gärung (in N_2) . .	162	266	1,64
Anaerobe Gärung / Max. gest. Atmung	1,72	1,87	

Besprechung

a) Rührt die aerobe Gärung meristematisch wachsender Gewebe lediglich von den Strukturverhältnissen her, oder ist sie eine Folge der besonderen Stoffwechselleistungen? Die Erbsenwurzel verfügt sowohl im Meristem als auch in der Streckungszone über den von Pasteur entdeckten Regulationsmechanismus, d. h. in Gegenwart von genügend großen Mengen an Sauerstoff wird weniger Kohlenhydrat abgebaut als bei reiner Gärung unter Ausschluß von Sauerstoff. Die Pasteursche Regulation ist im Meristem so wirksam, daß bei 21% Sauerstoffgehalt in der Luft

relativ geringfügige Einflüsse auf die Sauerstoffversorgung die Größe des Atmungsumsatzes wesentlich zu modifizieren vermögen, und zwar geht eine Steigerung der Atmung auf Kosten der aeroben Gärung. Die starke aerobe Gärung unserer früheren Versuche (BETZ 1955) und die wahrscheinlich häufig noch stärkere, wie wir sie in situ vermuten müssen, dürfte *teilweise* davon herrühren, daß die dichte Packung plasmareicher Zellen im Wurzelmeristem den Zutritt von Sauerstoff behindert. Bestätigen hierin unsere Versuche die von KANDLER (1950) geäußerte Ansicht, so widersprechen sie zugleich auf das entschiedenste seiner Vorstellung, die aerobe Gärung werde *allein* durch solche Eigentümlichkeiten der Struktur bedingt. Drückt reiner Sauerstoff den Atmungsquotienten von embryonalen Wurzelspitzen zunächst auf Werte um 0,8 herab, so zeigt dies, daß die Oxydationsprozesse nicht allein gesteigert werden, sondern teilweise andere Substrate ergreifen als Kohlenhydrate. Man wird hier zunächst an eine Umladung der zelleigenen Redoxsysteme (Atmungsenzyme, Cystin-Cystein, Ascorbinsäure-Dehydroascorbinsäure usw.) denken müssen. Bei dieser Verschiebung der Oxydationsgleichgewichte ist aber auch damit zu rechnen, daß höher reduzierte Zwischen- und Endprodukte des Stoffwechsels verbrannt werden. Nach dieser durch einen Extra-O_2-Verbrauch charakterisierten Umstellungsphase aber kehrt das Meristem unter ständig anwachsendem CO_2-Ausstoß wieder zu einer schwachen Gärung zurück. Die äußeren Bedingungen (O_2-Partialdruck) haben sich inzwischen nicht geändert, ebensowenig die Struktur des Gewebes, welche den Gasaustausch begrenzen könnte. Man muß deshalb die Gründe, welche zu dieser Gärung führen, im Stoffwechsel selbst suchen. Man wird nicht quantitativ abschätzen können, wieweit das Ausmaß der aeroben Gärung von Gegebenheiten der Struktur, also des anatomischen Baues, und wieweit es mehr von den Stoffwechselleistungen bestimmt wird. Die hohen Atmungsquotienten, wie wir sie bei dem Gasaustausch ungünstigen Bedingungen messen, sind sicherlich durch beide Gegebenheiten bedingt. *Die aerobe Gärung als Begleiterscheinung des plasmatischen Wachstums muß aber zumindest teilweise von den besonderen Stoffwechselleistungen herrühren.*

Bezieht man die Größen des Gasumsatzes auf den Gehalt an koagulierbaren Stickstoffverbindungen als relatives Maß der Plasmamenge, so ist wiederum der regere Umsatz in der Streckungszone zu beobachten. Dies gilt nicht nur für die Atmung in Luft, wo es schon früher festgestellt worden war (BETZ 1955), sondern auch für die maximale Atmung in Sauerstoff und für die anaerobe Gärung in Stickstoffatmosphäre. Vergleicht man die maximale Leistungsfähigkeit im Kohlenhydratabbau (Atmungs-CO_2 in Sauerstoff bzw. $3 \times$ Gärungs-CO_2 in Stickstoff gemessen), so ist der Unterschied nicht ganz so groß wie bei der früher 1955) verglichenen Sauerstoffaufnahme in Luft, denn der größere aerobe

*Gärungs*umsatz des Meristems war bei diesem Vergleich der *Atmungs*leistungen unberücksichtigt geblieben. Die Leistung der Streckungszone ist in der (maximal gesteigerten) Atmung und in der anaeroben Gärung etwa um denselben Faktor größer als diejenige des Meristems (Tabelle 4, letzte Spalte).

Möglicherweise werden die beobachteten Unterschiede in der Leistungsfähigkeit beider Zonen nur durch die Bezugsgröße vorgetäuscht. Wie ich schon früher betonte (Betz 1955), ist die Menge an koagulierbaren Stickstoffverbindungen zwar noch die beste, aber keinesfalls eine ideale Meßgröße für die Plasmamengen. Im sog. Protein-Stickstoff der Meristeme sind aller Wahrscheinlichkeit nach größere Mengen an Nucleoproteiden enthalten als in dem der Streckungszone. Und trotz ihrer großen genetischen Bedeutung dürften diese Strukturen im Stoffwechsel relativ inaktiv sein. Außerdem steht keineswegs fest, daß ein Fällungsmittel (Trichloressigsäure) aus den verschiedenen Plasmen die Proteine im selben Maße niederschlägt.

Die fortschreitende Differenzierung beim Übergang zur Zellstreckung bringt demnach keine wesentliche Verschiebung im Verhältnis der Gärungs- und Atmungsleistung. Keinesfalls stützen meine Meßergebnisse die Annahme, das Meristem zeichne sich vor der Streckungszone durch eine größere Leistungsfähigkeit im anaeroben und eine geringere im oxydativen KH-Abbau aus. Die absoluten Zahlen würden eher das Gegenteil vermuten lassen. Das oft etwas schwankende Verhalten einzelner Proben im Gaswechsel verbietet, solch kleine Differenzen für reell zu halten, außerdem könnten Fehldeutungen auch durch Unterschiede in der Regulationsfähigkeit der einzelnen Zonen verursacht werden.

Die aerobe Gärung, wie man sie in Luft, bei nicht extra intensivierter Sauerstoffversorgung mißt, kann nicht ausschließlich von der dem Sauerstoffzutritt hinderlichen kompakten Struktur der Meristeme herrühren; dies haben die Versuche mit *Pisum*-Wurzelspitzen in Sauerstoffatmosphäre eindeutig gezeigt. Ein Vergleich der Leistungsfähigkeit von Meristem und Streckungszone im anaeroben und im oxydativen KH-Abbau ergibt auch keinen Hinweis darauf, daß die aerobe Gärung des Meristems von einer geringeren Fähigkeit zum aeroben und einer gesteigerten zum anaeroben KH-Abbau herrühren könnte. Allerdings stellen die Ergebnisse auch keinen strengen Beweis gegen diese Auffassung dar; denn im einzelnen nicht abzuschätzende Regulationsleistungen könnten vielleicht solche Unterschiede verdecken, was zwar wenig wahrscheinlich ist. Um so mehr Aufmerksamkeit aber wird man gerade den Regulationsvorgängen und den Beziehungen zwischen KH-Abbau und den synthetischen Prozessen schenken müssen.

b) Hypothetische Vorstellungen über das Zustandekommen der aeroben Gärung von plasmatisch wachsenden Zellen. Sucht man die

Bedingungen, welche zur Gärung meristematisch wachsender Zellen führen, in deren *Stoffwechsel*, so bietet sich eine Erklärung an, welche Holzer (1953) nach Versuchen an Hefezellen vorschlug. Bei energischem Wachstum ist anzunehmen, daß ATP als Energielieferant rasch gespalten wird. [In schneller wachsenden Zellen des Mäuseaszites-Tumors fanden Schlief und Schmidt (1955) eine größere Aktivität der ATP-ase als in langsamer wachsenden]. Dadurch dürfte in solchen Zellen ein hoher Spiegel an ADP und anorganischem Phosphat herrschen. Deren Angebot fördert, entsprechend der von Lynen (1941) vertretenen Erklärung für den Pasteurschen Mechanismus, die einleitenden Schritte des Kohlenhydratabbaus. Die Dehydrierung von Triosephosphat, in der man die begrenzende Reaktion im Kohlenhydratabbau sieht, ist ja mit einem Verbrauch von anorganischem Phosphat und ADP verknüpft (Warburg und Christian 1939). Würden durch diese Förderung der *einleitenden* Schritte des KH-Abbaus mehr Zwischenprodukte (Brenztraubensäure) angeliefert als in der Atmungskette verarbeitet werden können, so kann es zur aeroben Gärung kommen (Holzer 1953). Wie ich bereits an anderer Stelle (Betz 1957) ausführte, kann auf diese Weise nur dann eine aerobe Gärung zustande kommen, wenn die Sauerstoffatmung bereits bis zur vollen Höhe ihrer Kapazität ausgelastet ist. Dies ist aber nicht der Fall. Gerade embryonal wachsende Gewebe zeichnen sich durch einen auffallend niederen Sauerstoffverbrauch aus, sobald man an Stelle der irreführenden Größe des Frischgewichts den Protein-Stickstoffgehalt als relatives Maß der Plasmamenge dem Vergleich zugrunde legt (Betz 1955). Bedingungen, welche das plasmatische Wachstum fördern (Wirkstoffe, hohe Anzuchttemperatur), steigern die aerobe Gärung, senken aber zugleich auch den Sauerstoffverbrauch (Ruhland und Ramshorn 1938). Wie Eliasson und Mathiesen (1956) zeigten, steigert umgekehrt das Entkoppelungsgift 2,4-Dinitrophenol den Sauerstoffverbrauch der Weizenwurzel nicht unbeträchtlich, auch in der meristematischen Wurzelspitze. Auch in Holzers (1953) Versuchen nimmt die wachsende und gärende Hefe etwas weniger Sauerstoff auf als nicht wachsende Hefezellen. Die Geringfügigkeit des Unterschiedes hat wohl Holzer davon abgehalten, dieses bei höheren Pflanzen deutlicher festzustellende Phänomen zu berücksichtigen. Auch die von Kandler (1953) in reinem Sauerstoff gehaltenen wachsenden Organe zeigten bei schwacher Gärung und hohem O_2-Verbrauch einen geringeren Substanzeinbau als die in Luft gehaltenen Kontrollen mit ihrer stärkeren Gärung und geringeren Atmung.

Sollte die an sich sehr plausible Vorstellung Holzers (1953) zutreffen, so müßte sie auch erklären, weshalb es bei lebhaft wachsenden Zellen zu einer aeroben Gärung und nicht zu einer gesteigerten Atmung kommt, obwohl nicht die maximal möglichen Mengen an Sauerstoff verbraucht

werden. Sie muß erklären, wie der Atmungskreislauf voll ausgelastet sein kann, obwohl nur wenig Sauerstoff verarbeitet wird, weniger sogar als in nicht wachsenden Proben desselben Materials [vgl. das Verhalten der zum Wachstum angeregten Meristeme höherer Pflanzen (RUHLAND und RAMSHORN 1938) und das aus Abb. 6 bei HOLZER (1953) zu ersehende Verhalten der Hefezellen].

Von tierischen Zellen (ZAMECNIK und Mitarbeiter 1951, KREBS und Mitarbeiter 1952) und von *Escherichia coli* (ROBERTS und Mitarbeiter 1953, ABELSON und Mitarbeiter 1953) ist bekannt, daß ein großer Teil des Protein-Kohlenstoffs aus dem Tricarbonsäurencyclus stammt (bei *Escherichia* etwa 50%). Auch bei höheren Pflanzen ist zu vermuten, daß Zwischenprodukte des Kohlenhydratabbaus ständig in die Eiweißsynthese abfließen. Aus den Befunden an wachsenden Mikroorganismen und tierischen Geweben ist anzunehmen, daß auch in den Meristemen höherer Pflanzen Brenztraubensäure, Oxalessigsäure und α-Ketoglutarsäure der Eiweißsynthese zufließen und damit dem Atmungskreislauf entgehen. Eine Schlüsselstellung im Tricarbonsäurencyclus nimmt die Oxalessigsäure ein, denn mit ihrer Beteiligung wird Essigsäure in den Cyclus eingeschleust. Welches Ausmaß ihre Entstehung aus Brenztraubensäure + CO_2 nach der Wood-Werkman-Reaktion in Meristemen erreicht und welche Mengen gleichzeitig in die Eiweißsynthese abfließen, ist nicht bekannt. Ihre Resynthese im *Cyclus* selbst aber wird durch den Entzug von α-Ketoglutarsäure gebremst. Der Atmungscyclus könnte deshalb, falls ständig α-Ketoglutarsäure (neben Oxalessigsäure) entzogen wird, weit stärker belastet sein, als aus dem Sauerstoffverbrauch zu schließen ist. Dies um so mehr als die stärkste Dehydrierung auch gerade zwischen der α-Ketoglutarsäure und der Oxalessigsäure stattfindet, also gerade in dem Stück des Cyclus, welches von geringeren Substanzmengen durchflossen wird, falls der vermutete Entzug von Intermediärprodukten vor und auf der Stufe der α-Ketoglutarsäure stattfindet. Damit ist auch der Gewinn an ATP in der Atmungskette begrenzt, und ein hoher Spiegel an anorganischem Phosphat und ADP gewährleistet, unabhängig davon, ob die Spaltung von ATP zur Lieferung von Energie für Synthesen in dem von HOLZER (1953) geforderten Ausmaß stattfindet.

Nach dieser Hypothese käme die aerobe Gärung in plasmatisch wachsenden Zellen also dadurch zustande, *daß ein ständiges Abwandern von Zwischenprodukten des Atmungskreislaufes in die Eiweißsynthese die Sauerstoffatmung begrenzt*, zugleich aber als Folge der eingeschränkten Oxydationen wenig ATP entsteht und so, möglicherweise unterstützt durch raschen ATP-Verbrauch, ein hoher Spiegel an ADP und anorganischem Phosphat gewährleistet wird, der seinerseits die einleitenden Schritte des Kohlenhydratabbaus fördert. Der dadurch

gebildete Überschuß an Brenztraubensäure käme, soweit er weder in der Atmung noch in der Eiweißsynthese verbraucht wird, der Gärung zu gute. *Das Wachstum würde demnach durch den Entzug von Intermediärprodukten den Pasteurschen Regulationsmechanismus stören.* Im Gegensatz zu HOLZER (1953), der in Anlehnung an POTTER (1951) annimmt, daß ein hohes Angebot an Intermediärprodukten durch einen Synthesedruck zum Wachstum führe, ist es nach meiner Auffassung gerade das Wachstum, welches durch Verbrauch von Zwischenprodukten zu schwacher Atmung, raschem KH-Abbau und damit auch zur aeroben Gärung führt. Es mag befremden, wenn man in einer Reaktion, welche so erhebliche Mengen an Kohlenhydraten verbraucht wie die aerobe Gärung, einen gestörten Regulationsvorgang zu sehen hätte. Denn gerade in Meristemen, mit ihrem hohen Verbrauch an Bau- und Betriebsmaterial und ihren langen Nachschubwegen, müßte man einer nicht einwandfreien Regulation, einer Verschwendung, hohen negativen Selektionswert zuschreiben. Über die energetische Seite, und damit auch über eine „Verschwendung", kann aber nichts gesagt werden, solange der Verbleib der Gärungsprodukte nicht bekannt ist. Die Art des *Zustandekommens* der aeroben Gärung braucht nichts über die ihr möglicherweise zukommende *Bedeutung* für das embryonale Wachstum auszusagen (RUHLAND und RAMSHORN 1938, vgl. auch BETZ 1957). Und die Bedeutung der aeroben Gärung für das plasmatische Wachstum ist noch völlig unbekannt.

Wieweit unsere Hypothese richtig erklärt, wie es zu aerober Gärung beim meristematischen Wachstum kommt, kann nicht allein durch Gaswechselmessungen geprüft werden. Doch läßt sich aus einem Vergleich der Gaswechselgrößen in Stickstoff, Luft und höher konzentrierter Sauerstoffatmosphäre ersehen, ob sie überhaupt richtig sein *kann*. HOLZER (1953) konnte bei seinem Objekt (Hefezellen) ohne weiteres mit der Pasteurschen Reaktion rechnen. Ihr bedeutendes Ausmaß in Meristem und Streckungszone der Erbsenwurzel wurde in dieser Mitteilung nachgewiesen. Bei reiner Gärung baut auch diese höhere Pflanze weit größere Mengen an KH ab als bei maximal gesteigerter Atmung. Die Pasteursche Reaktion wird aber nicht erst in hochprozentiger Sauerstoffatmosphäre wirksam, wo ja die Atmung maximal gesteigert und die aerobe Gärung auf minimale Beträge herabgedrückt ist. Auch in Luft, wo die Meristeme je nach den herrschenden Bedingungen bald stärker, bald weniger intensiv gären, werden bei weitem nicht die Mengen an Kohlenhydraten zu CO_2 und Äthanol umgesetzt, zu deren Abbau die plasmatisch wachsende Zone in der Lage ist, wie ihre Leistungsfähigkeit bei reiner Gärung zeigt. Unsere Vorstellung von einem dauernden Abwandern von Zwischenprodukten des Kohlenhydratabbaus in die Eiweißsynthese *kann* demnach *zutreffen*. Die Gaswechseldaten aber sagen lediglich, in welcher Größenordnung Zwischenprodukte möglicherweise

abwandern. Welche Mengen davon tatsächlich aus dem für Atmung und Eiweißsynthese gemeinsamen Wegstück ausscheren, werden besondere Versuche zeigen müssen. Erst aus weiteren Daten wird man abschätzen können, ob tatsächlich der Entzug von Zwischenprodukten die Atmungsleistung drosselt und dadurch, vielleicht mittels eines hohen Spiegels an anorganischem Phosphat und ADP im Sinne Holzers (1953), die aerobe Gärung auslöst.

Zusammenfassung

1. Meristematische Wurzelspitzen von *Pisum sativum* atmen, wenn sie in hochprozentige Sauerstoffatmosphäre gebracht werden, zunächst mit einem sehr niederen RQ (um 0,8). Innerhalb weniger Stunden aber kehren sie wieder zu einer aeroben Gärung zurück. Ein kontinuierlicher Anstieg im CO_2-Ausstoß weist auf eine allmähliche Anpassung an den hohen O_2-Partialdruck hin. Ihre Neigung zur Gärung kann deshalb nicht allein grob-strukturell bedingt sein, sondern muß von den besonderen Stoffwechselverhältnissen der Meristeme herrühren.

2. In Luft hängt das Ausmaß der aeroben Gärung weitgehend von den Bedingungen des Gasaustausches ab. Die aerobe Gärung läßt sich durch Intensivierung des Gasaustausches bis auf kleine Restbeträge unterdrücken.

3. Meristem und Streckungszone von *Pisum*-Wurzelspitzen verfügen über den von Pasteur entdeckten Regulationsvorgang im Kohlenhydratabbau. Auch wenn die Wurzelmeristeme in Luft atmen und zugleich aerob gären, setzen sie in Atmung und Gärung nicht die maximale Menge an Kohlenhydraten um, zu deren Abbau sie an sich, z. B. bei reiner Gärung, in der Lage sind.

4. Die Leistungsfähigkeit zu maximal gesteigerter Atmung in Sauerstoffatmosphäre und zu reiner Gärung in Stickstoffatmosphäre ist in der Streckungszone größer als im Meristem, wenn man den Gehalt an koagulierbaren Stickstoffverbindungen als relatives Maß der Plasmamenge zugrunde legt. In beiden Fällen aber ist die Leistung der Streckungszone um etwa denselben Faktor größer als die des Meristems.

5. Es wird eine Hypothese entwickelt, welche besagt, daß ein ständiges Abwandern von Zwischenprodukten des Kohlenhydratabbaus in synthetische Prozesse (Eiweißsynthese) den Atmungscyclus embryonal wachsender Gewebe stärker belastet als aus den Gaswechseldaten ersichtlich ist. Danach wäre verständlich, wie es in Meristemen zu einer aeroben Gärung kommen kann, während die Atmung noch nicht bis zum Maximum ihrer Leistungsfähigkeit ausgelastet ist. Die mitgeteilten Beobachtungen stützen diese Vorstellung vom Zustandekommen der aeroben Gärung in plasmatisch wachsenden Geweben.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die finanzielle Förderung meiner Versuche, Fräulein R. LANGBEIN für ihre sorgfältige Hilfe beim Experimentieren.

Literatur

(Ausführlichere Literaturangaben bei BETZ 1957.)

ABELSON, P. H., E. BOLTON, R. BRITTEN, D. B. COWIE and R. B. ROBERTS: Synthesis of the aspartic and glutamic families of amino acids in Escherichia coli. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **39**, 1020—1026 (1953). — BETZ, A.: Untersuchungen über Verhalten und Wirkung der Vitalfarbstoffe Prune pure und Akridinorange sowie Beobachtungen über das Reduktions-Oxydationspotential in Zellen höherer Pflanzen. Planta (Berl.) **41**, 323—357 (1953). — Zur Atmung wachsender Wurzelspitzen. Planta (Berl.) **46**, 381—402 (1955). — Die aerobe Gärung in aktiven Meristemen höherer Pflanzen. In Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. XII. 1957 (im Druck.) — DUSPIVA, F.: Zur Biochemie der normalen Wirbeltierentwicklung. Naturwiss. **42**, 305—311 (1955). — ELIASSON, L., and I. MATHIESEN: The effect of 2,4-Dinitrophenol and some oxidase inhibitors on the oxygen uptake in different parts of wheat roots. Physiol. Plantarum (Copenh.) **9**, 265—279 (1956). — GODDARD, D. R.: Metabolism in relation to growth. Growth Sympos. **12**, 17—45 (1948). — GODDARD, D. R., and B. J. D. MEEUSE: Respiration of higher plants. Annual Rev. Plant Physiol. **1**, 207—232 (1950). — HOLZER, H.: Über Fermentketten und ihre Bedeutung für die Regulation des Kohlenhydratstoffwechsels in lebenden Zellen. IV. Kolloquium der Dtsch. Ges. für Physiol. Chem. in Mosbach. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953. — JAGENDORF, A. T., and D. M. BONNER: An atypical growth of cabbage seedling roots. III. Tissue culture and physiological comparisons of typical and atypical roots. Plant Physiol. **28**, 415—427 (1953). — KANDLER, O.: Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Atmungsstoffwechsel und Wachstumsvorgängen in vitro kultivierter Maiswurzeln. Z. Naturforsch. **5**, 203—211 (1950). — Über den „synthetischen Wirkungsgrad" in vitro kultivierter Embryonen, Wurzeln und Sprosse. Z. Naturforsch. **8**, 109—117 (1953). — KANDLER, O., u. A. VIEREGG: Über den Einfluß von β-Indolylessigsäure auf den Stoffwechsel in vitro kultivierter Maiswurzeln und Spargelsprosse. Planta (Berl.) **41**, 613—641 (1953). — KARLSSON, B., and L. ELIASSON: The respiratory quotient in different parts of wheat roots in relation to growth. Physiol. Plantarum (Copenh.) **8**, 561—571 (1955). — KLEIN, R. M.: Nitrogen and phosphorus fractions, respiration and structure of normal and crown-gall tissues of tomato. Plant Physiol. **27**, 335—354 (1952). — KREBS, H. A., S. GURIN and L. V. EGGLESTON: The pathway of oxidation of acetate in baker's yeast. Biochemic. J. **51**, 614—628 (1952). — LYNEN, F.: Über den aeroben Phosphorbedarf der Hefe. Ein Beitrag zur Kenntnis der Pasteurschen Reaktion. Liebigs Ann. **546**, 120—141 (1941). — NEGELEIN, E.: Über die glykolytische Wirkung des embryonalen Gewebes. Biochem. Z. **165**, 122 (1925). — NORRIS, W. E.: Studies of onion root respiration. V. Effect of culturing temperature and seed sample on root respiration and diameter. Biochem. et Biophysica Acta **7**, 225—237 (1951). — Gas exchange in relation to nitrogen and phosphorus distribution in the onion root tip. Bot. Gaz. **117**, 223—231 (1956). — PASTEUR, L.: Études sur la bière. Paris: Gauthier-Villars 1876. — PHILLIPS, J. W.: Studies on fermentation in rice and barley. Amer. J. Bot. **34**, 62—72 (1947). — POLLOCK, B. M.: The respiration of acer buds in relation to the inception and termination of the winter rest. Physiol. Plantarum (Copenh.) **6**, 46—64 (1953). — POTTER, R.: Studies on the reactions of the Krebs citric acid cycle in tumor, with homogenates, slices and in vivo technics. Cancer Res. **11**, 565—570 (1951). — ROBERTS, R. B., D. B. COWIE, R. BRITTEN, E. BOLTON and P. H. ABELSON: The

role of the tricarboxylic acid cycle in amino acid synthesis in Escherichia coli. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **39**, 1013—1019 (1953). — RUHLAND, W., u. K. RAMSHORN: Aerobe Gärung in aktiven pflanzlichen Meristemen. Planta (Berl.) **28**, 471—514 (1938). — Zur Steuerung der Pflanzenatmung durch Hormone. Naturwiss. **27**, 391 (1939). — RUHLAND, W., u. H. ULLRICH: Aerobe Gärung in wachsenden Pflanzengeweben. Ber. sächs. Akad. Wiss., Math.-physik. Kl. **88**, 11—20 (1936). — SCHLIEF, H., u. C. G. SCHMIDT: Untersuchungen über das Verhalten von Hexokinase, Aldolase, Phosphomonoesterasen und Adenosintriphosphatase im Mäuse-Aszitestumor. Naturwiss. **42**, 104—105 (1955). — WAGNER, R.: Biologische Regelung und Gewebsbildung. Naturwiss. **44**, 97—107 (1957). — WARBURG, O.: Über den Stoffwechsel der Tumoren. Berlin: Springer 1926. — Krebsforschung. Naturwiss. **41**, 485—486 (1954). — WARBURG, O., u. W. CHRISTIAN: Isolierung und Kristallisation des Proteins des oxydierenden Gärungsfermentes. Biochem. Z. **303**, 40—68 (1939). — WHITE, P. R.: Respiratory behavior of bacteria-free crown-gall tissues. J. Cancer Res. **5**, 302—311 (1945). — WIGHTMAN, F., and R. BROWN: The effects of thiamin and nicotinic acid on meristematic activity in pea roots. J. of exper. Bot. **4**, 184—196 (1953). — ZAMECNIK, P. C., R. B. LOFTFIELD, M. L. STEPHENSON and J. M. STEELE: Studies on the carbohydrate and protein metabolism of the rat hepatoma. Cancer Res. **11**, 592—602 (1951).

Dr. A. BETZ,
Botanisches Institut der Universität Bonn, Meckenheimer Allee 170

Planta, Bd. 50, S. 144—176 (1957)

Aus dem Botanischen Institut der Universität München

ZUR KENNTNIS VON EPILOBIUM, BESONDERS E. ALPESTRE (TRIGONUM)*

I. Teil
DIE VERERBUNG DER GLIEDERZAHL IN DEN BLATTWIRTELN

Von

MICHAEL BRAUN

Mit 18 Textabbildungen

(Eingegangen am 9. Juli 1957)

Die meisten Arten der Gattung *Epilobium* haben normalerweise unter der Blütenregion, in der die Blätter zerstreut stehen, kreuzgegenständige (decussierte) Blattstellung. Gelegentlich kommen, z. B. bei *E. montanum*, drei- statt zweigliedriger Wirtel vor, und zwar an solchen Sämlingen, die trikotyl waren (vgl. RENNER u. Mitarbeiter 1952). Bei *E. alpestre* Krock. dagegen, das wir lieber mit dem bezeichnenden Namen *trigonum* Schrank benennen, ist die Dreigliedrigkeit der Wirtel im Freien das gewöhnliche Verhalten. Zwei- und 4-gliedrige Wirtel sind seltener; darin stimmen die Floren der Monographie von HAUSSKNECHT zu. Das erste Ziel der im folgenden mitgeteilten Untersuchungen war, die Erblichkeit der Blattstellung bei den Arten und den Erbgang der Blattstellung bei Kreuzungen zwischen *E. trigonum* und anderen Species zu verfolgen. Die Aussaat von *E. trigonum* brachte nun die Überraschung, daß die Sämlingspflanzen mit ganz seltenen Ausnahmen decussierte Blätter tragen und daß 3-gliedrige Wirtel erst an der aus Winterknospen hervorgehenden Brut auftreten (schon kurz mitgeteilt bei RENNER u. Mitarb. 1952). Zunächst war also die Lebensgeschichte von *E. trigonum* unter verschiedenen Kulturbedingungen zu beobachten; erst danach konnte das Verhalten der Kreuzungen mit Erfolg analysiert werden.

Eine zweite Aufgabe war die Betrachtung des Scheitelwachstums vom Embryo bis zur Blütenbildung (vgl. II. Teil).

Die Untersuchungen sind in den Jahren 1951—1955 unter der Leitung von Herrn Prof. O. RENNER, dem ich für ständige Beratung danke, ausgeführt worden. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft habe ich für eine ausgiebige Sachbeihilfe zu danken, die es ermöglichte, die Kulturen im erheblichen Umfang anzulegen, Herrn E. KRAUSE für die Herstellung der Photographien.

Das Material

Die untersuchten Sippen sind folgende: 1. *Epilobium alsinifolium* Vill., gesammelt von Prof. Renner August 1950 am Schachen (ca. 1700 m) bei Partenkirchen. 2. *E. anagallidifolium* Lam., wie vorher. 3. *E. hirsutum* L. a) aus dem

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

Botanischen Garten München; b) „hirsutum Jena", die von MICHAELIS viel verwendete Sippe; c) von Hochaltingen bei Nördlingen (bayr. Schwaben). 4. *E. montanum* L., gesammelt von Prof. Renner im Arzbachtal bei Tölz (Oberbayern). 5. *E. montanum* var. *albiflorum* aus dem Forstenrieder Park bei München. 6. *E. palustre* L., gesammelt von Prof. Renner in einem Torfstich bei Kohlgrub (Obb.). 7. *E. parviflorum* Schreber. a) von Westerham (Obb.), gesammelt von Dr. W. Stubbe; b) von Hochaltingen, an einem Quellbach. 8. *E. roseum* Schreber, als Unkraut im Botanischen Garten München. 9. *E. trigonum* Schr. a) gesammelt von Prof. Renner am Schachen nahe dem Alpengarten, b) ebenso, untere Wirtel 4-gliedrig, im Schachengarten als Unkraut; c) im Simmental (Kanton Bern) gesammelt von Frau Prof. Markgraf; d) bei Davos (Kanton Graubünden) gesammelt von Frl. Dr. Brodführer; e) bei Benediktbeuren (Obb.) gesammelt von Prof. Renner. — Mehrere der aufgeführten Sippen sind auch von ESCHENBECHER (1956) verwendet worden, *E. hirsutum* München von KOWALEWICZ (1956).

A. Die Aufzucht der Arten

Die erste Generation wurde meistens aus Samen von Wildpflanzen gewonnen. Die Samen kamen in Glasröhrchen auf Filtrierpapier zur Keimung oder aber in Petrischalen auf mit Filtrierpapier bedecktem Quarzsand; das zweite Verfahren war besonders bei *E. trigonum* angebracht, das in kleinen Keimröhrchen erheblichen Keimverzug zeigte. Wenn die Keimlinge etwa 1 cm groß waren, wurden sie zunächst zu 20 in Keimschalen mit Gartenerde pikiert, und die einige Wochen alten Sämlinge wurden einzeln in Töpfe von 13 cm Durchmesser übertragen, die in den Kulturhäusern des Botanischen Instituts aufgestellt waren. Die Überwinterung der Töpfe geschah im Freien.

1. Die Innovationen

Alle aufgeführten Arten perennieren mit Hilfe von Erneuerungsknospen (Stocksprossen, Innovationen), die so unterschiedlich gestaltet sind, daß die Floren sie zur Charakterisierung der Arten verwenden.

Oberirdische dünne Ausläufer hat *Epilobium anagallidifolium*. Unterirdische Ausläufer, deren Spitze erst später über die Erde tritt, besitzen: *alsinifolium*, dünn, wenige Zentimeter lang; *palustre* sehr dünn, an der Spitze knollig verdickt; *hirsutum* lang, fleischig. Rundliche Stockknospen, die früh über den Boden treten und zu kleinen grünen Rosetten werden, finden sich bei *E. montanum* und *roseum*. Früh sich streckende Rosetten hat *E. parviflorum*. Unterirdische, aus blassen dicken Schuppenblättern bestehende Knospen, die im Topf häufig über die Erde treten und ergrünen, kennzeichnen *E. trigonum*.

2. Die Verzweigung der Laubsprosse

Es wird öfter darauf hingewiesen, daß aus Samen erwachsene Pflanzen mancher Epilobienarten sich von den aus Innovationen hervorgegangenen in der Tracht unterscheiden. RUBNER[1] (1908, Tafel I) bildet

[1] RUBNER gibt die lateinischen Diagnosen von HAUSSKNECHT wieder, kürzt sie aber besonders im Beginn jeder Beschreibung etwas ab. Und nun heißt es bei ihm z. B. bei *E. anagallidifolium*: „*E. nanum stolones epigaeos edente*", und so grundsätzlich bei allen 17 Arten. Zur Ehrenrettung HAUSSKNECHTS muß gesagt werden, daß HAUSSKNECHT schreibt: *Rh. (izomate) . . . edente.* Auch die Bezeichnung „schizostige" und „synstige" Arten bei Angehörigen der Sektionen *Schizostigma* bzw. *Synstigma* geht nicht auf HAUSSKNECHT zurück, sondern ist eine Erfindung von RUBNER.

von *E. montanum* einen blühenden Sämling ab, der unter der Blütenregion 6 Paare ziemlich breiter Laubblätter gebildet hat, neben einer stärkeren und höheren Innovationspflanze mit 8 Paaren schmälerer Blätter.

Wir finden gerade bei *E. trigonum*, wenigstens wenn es im Topf kultiviert wird, die Unterschiede besonders auffällig. Die Sämlingspflanzen verzweigen sich dicht über dem Boden, und auch die Seitenzweige tragen Blüten (Abb. 1). Der Sproß besteht also aus einer ganz kurzen vegetativen Zone und einer ausgedehnten „Synflorescenz" (GOEBEL, TROLL). Die Innovationspflanzen tragen über einem aus zahlreichen Internodien bestehenden vegetativen „Unterbau" eine einfache traubige Inflorescenz (Abb. 2); an stärkeren Sprossen kommen zu der terminalen Inflorescenz noch blühende „Bereicherungssprosse" (TROLL). Über die Blattstellung ist unten zu reden. — Noch buschiger ist die Sämlingspflanze von *E. alsinifolium* (Abb. 3); hier kommen zu den Achselsprossen der unteren Laubblätter auch noch Ausläufertriebe, die schon im ersten Jahr schossen und blühen; die Innovationspflanzen sind wieder wenig verzweigt (ähnlich dem Bastard mit *E. trigonum*, Abb. 11). Auch 1jähriges *E. montanum* ist in starken Exemplaren von unten an ziemlich reich verzweigt. Der unverzweigte, nur 2 Blüten tragende Sämling, den RUBNER abbildet, war sicher sehr schlecht ernährt; bei Kultur in nicht zu kleinen Töpfen wird *E. montanum* viel kräftiger. Stärker pflegt der Unterbau schon bei 1jährigem *E. roseum* zu sein.

Analoge Habitusunterschiede zwischen früh schossenden Stengeln und solchen, die aus stärkeren Rosetten sich später erheben, hat RENNER bei den Oenotheren beobachtet; die Unterschiede betreffen, wie bei *Epilobium*, die Verzweigung und auch die Blattgestalt und sind so auffällig, daß er prüfte, ob es sich um genetisch bedingte Differenzen handle (RENNER 1948, S. 52/53).

Angelegt sind die Knospen in den Achseln der unteren Blätter natürlich auch bei den sekundären Sprossen, und sie treiben bei Verlust des Hauptgipfels aus. Aber sie werden in der Entwicklung gehemmt, während beim primären Sproß die Hemmung ausgeschaltet ist.

3. Die Blattstellung

a) Zahl der Kotyledonen. Trikotyle Keimpflanzen wurden gefunden: bei *E. montanum* 4 unter 500 Pflanzen; bei *E. hirsutum* 1 unter mehreren tausend; bei *E. parviflorum* 1 unter mehreren tausend; bei *E. alsinifolium* 1 unter etwa 100; bei *E. trigonum* 2 unter mehreren tausend Pflanzen. — Von den hier verwendeten Arten haben die *trigonum*-Sämlinge die größten Kotyledonen.

Trikotyle Sämlinge blieben gewöhnlich in der wirtelig beblätterten Stengelregion bei der 3-Zahl der Glieder im Wirtel. Aber gerade bei

Abb. 1. Epilobium trigonum, Sämling

Abb. 2. E. trigonum, Erneuerungssprosse 1952 von Sämling 1951

Abb. 3. E. alsinifolium, Sämling

E. trigonum, das später so oft 3-gliedrige Quirle erzeugt, ging der eine der beiden trikotylen Sämlinge zur decussierten Blattstellung zurück.

Erblichkeit der Trikotylie? Von einem trikotylen *E. montanum* wurden 400 Nachkommen aufgezogen, unter denen nur 2 trikotyl waren; in der nächsten Generation waren unter 500 Nachkommen einer der beiden abweichenden Pflanzen wieder 3 trikotyl. Ebenso war unter 80 Nachkommen des trikotylen Individuums von *E. alsinifolium* kein trikotyler Sämling. Die Trikotylie ist also wenigstens bei unseren Sippen wohl als Modifikation aufzufassen, anders als bei vielen anderen Pflanzen,

Abb. 4. E. trigonum, austreibende Stockknospen von einem Sämling

bei denen die Häufigkeit der — polygen bedingten — Trikotylie durch Selektion gesteigert werden kann (vgl. z. B. STRAUB 1948).

b) Die Beblätterung der Sämlingspflanze. Soweit die Sämlinge nicht trikotyl sind, besitzen sie bei allen Arten, auch bei *E. trigonum* und *alsinifolium*, ausnahmslos kreuzgegenständige Laubblätter. Die Deckblätter der Blüten sind immer zerstreut, und auch die letzten Laubblätter sind meist spiralig, nicht wirtelig angeordnet. Die Größe der Lamina wird von den Laubblattwirteln zu den Brakteen hin stetig reduziert.

c) Die Beblätterung der Innovationssprosse. Die oben beschriebenen Innovationen entstehen an den aus Samen hervorgehenden Sprossen schon während der Blütezeit oder später, und die Bildung solcher Überwinterungsorgane setzt sich bei den aus Innovationen hervorgegangenen Trieben fort.

α) *E. trigonum*. Bei den meisten Arten wird die decussierte Blattstellung an den Innovationspflanzen beibehalten. *E. trigonum* dagegen

erhebt sich zu der die Art kennzeichnenden 3- bis 4-Zähligkeit der Blattquirle erst an den Innovationssprossen. Auffallenderweise wird in der Literatur auf den Unterschied, der zwischen beiden Sproßgenerationen in bezug auf die Blattstellung besteht, nirgends hingewiesen; auch die Monographen haben kaum kultiviert, sonst hätte ihnen der Unterschied auffallen müssen. Im Verein mit der Verzweigungsweise prägt die Blattstellung die beiden Sproßtypen so verschieden, daß man nach dem Bilde der vegetativen Gestaltung kaum dieselbe Art vor sich zu haben glaubt.

Tabelle 1

Sippe	Sämlinge		Innovationspflanzen					Pfl. mit 3-gliedr. Innovat.		3-gliedr. Innov.
	Jahr	Anzahl	Jahr	2-gl	3-gl	4-gl	Summe	*n*	%	%
1. *E. trigonum* Schachen	1952	8	1953	16	4	—	20	4	50,00	20,00
2. *E. trigonum* Simmental	1953	5	1954	6	6	—	12	4	80,00	50,00
3. *E. trigonum* Davos . .	1953	8	1954	17	22	—	39	8	100,00	56,41
4. *E. trigonum* Benediktbeuren . .	1952/53	5	1954	16	1	—	17	1	20,00	5,88

Aber die im Frühjahr austreibenden Erneuerungssprosse, meist 4 an der Zahl (Abb. 4), sind nicht ohne Ausnahme 3-zählig (die seltenen 4-zähligen sollen zunächst außer Betracht bleiben), sondern bei unserer Art der Kultur zu mehr als 50% 2-zählig (Tabelle 1).

Untersuchung der Erneuerungsknospen im Herbst ergibt, daß sie zunächst alle decussierte Schuppenblätter tragen. Bei einem Teil geht die Blattstellung dann in die trimere über. Das wird besonders deutlich, wenn eine Überwinterungsknospe zu vorzeitigem Schossen gebracht wird, wobei sich die unteren, sonst als Schuppen verfallenden Blätter vergrößern und durch die sich streckenden Internodien auseinandergezogen werden (Abb. 5); auf das letzte Paar folgt ohne Zwischenschaltung spiralig stehender Blätter der erste 3-gliedrige Wirtel. Ist eine Innovation schon zur Bildung von Laubblättern übergegangen, so vermag sie sich nur in äußerst seltenen Fällen aus dem 2-zähligen in den 3-zähligen Zustand zu erheben. Die Umformung erfolgt, wenn sie überhaupt eintritt, fast immer in der gestauchten Knospe.

Die Bildung 3-gliedriger Wirtel setzt wohl eine Erstarkung des Vegetationskegels voraus und diese wieder eine ausgiebige Ernährung. Zur Prüfung wurden Sämlingspflanzen teils in kleineren Töpfen von

8 cm Durchmesser ohne Düngung (Tabelle 2, Nr. 1., 2. u. 3.), teils in 13 cm-Töpfen mit zusätzlicher Düngung (Tabelle 2, Nr. 4. u. 5.) aufgezogen. In den kleineren Töpfen geht die Häufigkeit 3-gliedriger Innovationen bis auf 34% zurück, aber auch bei sehr guter Ernährung erreicht sie nur etwa 75%. Die Zahl der Individuen, die mindestens eine 3-zählige Innovation bildeten, war bei guter Ernährung bis fast 100% (Tabelle 2).

Abb. 5. E. trigonum, Innovationspflanze aus vorzeitig getriebener Stockknospe

Unter extrem ungünstige Ernährungs-Bedingungen wurden eine Reihe von Sämlingen dadurch gebracht, daß sie zu je 20 in den Pikierschalen von 18 cm Durchmesser und 10 cm Tiefe verblieben. 420 Sämlinge in 21 Schalen blühten im ersten Jahr als schwache Pflanzen, im folgenden Frühjahr wurden 524 2-gliedrige und nur 21 3-gliedrige Erneuerungssprosse gezählt, das sind 3,85% der Innovationen an 5,0% der Individuen. Auch die Zahl der Innovationen je Pflanze ist in den größeren Töpfen höher als in den kleineren. Als Normalzahl der Erneuerungsknospen an einem gut ernährten Sämling kann 4 angesehen werden (über die Entstehung der Knospen vgl. unten S. 154). Und nun wird das Vierfache der Individuenzahl (in Klammern unter der tatsächlich gefundenen Zahl der Innovationen) in den kleinen Töpfen nie erreicht, in den großen dagegen überschritten (Tabelle 2). Bei besonders gut gedüngten Sämlingspflanzen wurden ausnahmsweise bis 10 Innovationen beobachtet. Vierzählige Erneuerungssprosse sind selten, kommen aber auch in den kleinen Töpfen vor.

Wenn gelegentlich unter den Innovationstrieben einer Pflanze ein 3-zähliger schwächer ist als die 2-gliedrigen, so sagt das nichts gegen die vermutete Beziehung zwischen Ernährung und Zahl der Wirtelglieder; entscheidend ist die Ernährung der Knospe zur Zeit der Anlegung der frühen Blätter, nicht zur Zeit des Austreibens.

Tabelle 2

Sippe	Sämlinge		Innovationspflanzen					Pfl. mit 3-gliedr. Innovat.		3-gliedr. Innov.
	Jahr	Anzahl	Jahr	2-gl	3-gl	4-gl	Summe	*n*	%	%
1. *E. trigonum* Davos	1954	41	1955	31	64	—	95 (164)	38	92,68	67,36
2. *E. trigonum* Davos	1954	76	1955	137	71	—	208 (304)	57	75,00	34,13
3. *E. trigonum* Schachen. . .	1954	78	1955	100	78	3	181 (312)	53	67,94	43,09
4. *E. trigonum* Davos	1954	61	1955	73	236	3	312 (244)	60	98,36	75,64
5. *E. trigonum* Schachen. . .	1954	75	1955	93	226	3	322 (300)	70	93,33	70,18

Nr. 1 bis 3 kleine Töpfe ohne Düngung, Nr. 4 und 5 größere Töpfe mit Düngung.

Auch die aus Innovationen hervorgegangenen Pflanzen bilden überwinternde Knospen, die aber stärker sind als die primären Erneuerungsorgane (Abb. 6). An solchen Winterknospen ist der Übergang von der decussierten zur 3-zähligen Blattstellung besonders deutlich (Abb. 7). Die Zahl der Innovationen geht bis zu 10 an einer Pflanze.

Abb. 6. E. trigonum, Stockknospen an Sämling, links 3-, rechts 2-zählig

Die Neigung, 3-zählige Innovationen hervorzubringen, ist bei der zweiten Sproßgeneration größer als bei den Sämlingspflanzen. Das wird besonders deutlich durch einen Versuch mit *E. trigonum* Benediktbeuren. Die primären Innovationen waren zu ca. 6% 3-zählig (Tabelle 1). Als 12 der dimeren Triebe einzeln in je einen Topf versetzt und gedüngt wurden, stieg der Prozentsatz der 3-zähligen Innovationen auf 28% (Tabelle 3). — Die Mutter dieser Linie war in etwa 900 m Höhe gesammelt, wo auch *E. montanum* vorkommt, und vielleicht enthielt sie genetische Elemente dieser Art.

Abb. 7. E. trigonum, sehr starke Stockknospe von Innovationspflanze

Die Sippe Simmental hatte zuerst an den Sämlingen 50% 3-zählige Triebe gebracht (Tabelle 1); unter 7 sekundären Innovationen an einer

Tabelle 3

Sippe	Innovationspflanzen		Innovationspflanzen					Pfl. mit 3-gliedr. Innovat.		3-gliedr. Innovat.
	Jahr	Anzahl	Jahr	2-gl	3-gl	4-gl	Summe	*n*	%	%
E. trigonum Schachen	1953	5	1954	5	8	—	13	4	80,00	61,53
E. trigonum 45 .	1954	5	1955	—	18	—	18	5	100,00	100,00
E. trigonum Benediktbeuren . .	1954	12	1955[1]	77	30	—	107	11	91,66	28,03
E. trigonum Simmental	1954	1	1955[1]	2	5	—	7	1	100,00	71,42

[1] Nach Düngung.

gut ernährten Stecklingspflanze waren 5, also 71% 3-zählig (vgl. Tabelle 3).

Wurden Samen von *E. trigonum* im November oder Dezember ausgesät, so bildeten die Sämlinge im Laufe des Winters kleine Rosetten und waren zur Zeit des Schossens stärker als die Pflanzen, die aus im Frühjahr gesäten Samen hervorgingen. Ein Übergang zu 3-zähligen Wirteln war aber auch hier nicht zu beobachten.

β) *E. alsinifolium*. Trimerie und spiralige Blattstellung trat bei der verwendeten Sippe an den Innovationen recht häufig auf, seltener ist Trikotylie zu beobachten.

Abb. 8. E. montanum. Austreibende Winterknospen, eine davon 3-zählig beblättert

γ) *E. montanum*. Bei *E. montanum* können, wenn auch sehr selten, Innovationen 3-zählig werden (Abb. 8). Die Form *verticillatum* geht also nicht nur aus trikotylen Keimlingen hervor, sondern kann auch durch Erstarkungswachstum entstehen. Die Brutsprosse einer solchen Pflanze waren wieder decussiert beblättert.

δ) *E. hirsutum*. Trimerie ist an den Innovationen ebenso selten wie bei den Keimblättern. Unter mehreren tausend Ausläufersprossen wurde ein einziger gefunden, bei dem die decussierte Blattstellung über zerstreute in die 3-zählig-quirlige überging.

ε) *E. parviflorum*. Eine normale Sippe von Westerham brachte weder trikotyle Sämlinge noch eine dreizählige Innovation. Dagegen wurden bei Hochaltingen etwa 100 Individuen einer Rasse (vermutlich ein Klon) gefunden, deren Triebe, fraglos aus Erneuerungsknospen hervorgegangen, zu unterst 2-gliedrige Wirtel, dann in einer kurzen Übergangszone zerstreute Blätter und darüber 3-gliedrige Quirle trugen. Am natürlichen Standort war ein Drittel der Pflanzen trimer, in Kultur genommen verhielten sie sich ebenso (Abb. 9). Sämlinge waren wie bei *E. trigonum* 2-zählig, die Innovationen wurden wieder auf demselben Wege dreizählig. In einer weiteren aus 20 Sämlingen erzogenen Familie waren nur 2 unter

103 erzeugten Erneuerungssprossen 3-gliedrig. Trikotylie wurde bei dieser Rasse in einem Fall beobachtet. — *E. parviflorum* ist für die Kultur in Töpfen von den hier verwendeten Arten am wenigsten geeignet, wohl weil es in der Natur an quelligen Stellen wächst.

Abb. 9. E. parviflorum Hochaltingen

ζ) *E. roseum.* Während kein trikotyler Keimling gefunden wurde, erschien 1 dreizählige Innovation. Der Stengel blieb hier länger unverzweigt als gewöhnlich bei *E. roseum*. Das gleiche wurde bei trikotylem *E. montanum* beobachtet.

d) Die Entstehung der Innovationen. Die Brutsprosse des zweiten und der späteren Jahre erzeugen ihre Winterknospen, wie nicht anders zu erwarten, in den Achseln der zu dieser Zeit längst verfallenen Schuppenblätter, und je nach den Bedingungen können bis zu 5 Blattpaare sich an der Verjüngung beteiligen; die höchste beobachtete Zahl von Brutsprossen war 10.

Allgemein wird von HAUSSKNECHT und von RUBNER als Entstehungsort der Innovation der Wurzelhals genannt, also die Stelle, wo die Wurzel in den Stengel übergeht. Die Erneuerungssprosse können nur Adventivwurzeln besitzen. Die Sämlinge dagegen haben zunächst eine Hauptwurzel, die sich verzweigt, aber dazu kommen sehr oft Adventivwurzeln aus dem Epikotyl.

Genauere Beobachtung jüngerer Stadien hat ergeben, daß die ersten Winterknospen bei *E. montanum* und *hirsutum* in den Achseln der Kotyledonen entstehen (Abb. 10a—d). Reste der Kotyledonen sind zu der Zeit oft noch erhalten. Wenn mehr als 2 Innovationen entstehen, sind oft die beiden Paare miteinander gekreuzt (Abb. 4 von *E. trigonum*). Das weist darauf hin, daß die Achselknospen eines zweiten Blattpaares,

des ersten über den Kotyledonen, ausgewachsen sind. Wie an den Sämlingspflanzen höhere Zahlen von Stockknospen, bei *E. trigonum* bis zu 10, zustande kommen, ist nicht klar. Vermutlich handelt es sich zu einem Teil um Beisprosse. Aber auch unterirdische Verzweigung der Innovationen ist beobachtet.

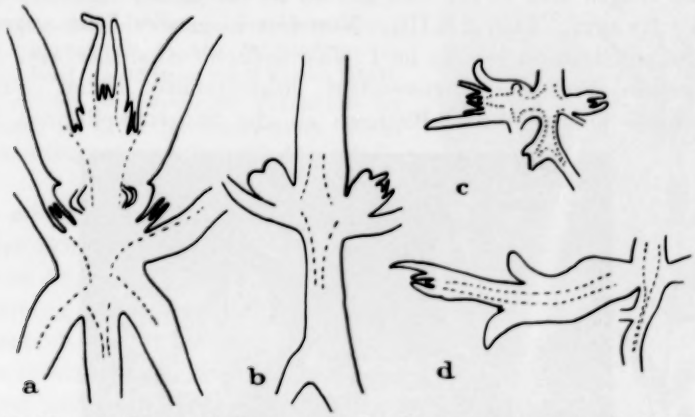


Abb. 10 a—d. Junge Sämlinge. a—c von E. montanum, d von E. hirsutum. b, c, d Entstehung der Stockknospen in den Achseln der Keimblätter

Wird bei sehr jungen Sämlingen von *E. trigonum*, *montanum*, *hirsutum* die Plumula zwischen den Kotyledonen entfernt, so treiben die Kotyledonarknospen schon im Frühjahr aus.

B. Kreuzungen

I. Die Bastarde erster Generation

Spontane Bastarde von *E. trigonum* werden bei Haussknecht und Rubner, ebenso wie in den Floren, gelegentlich erwähnt. Experimentell sind sie weder von Renners Schüler Geith, noch in der Schule von Lehmann, noch von Michaelis hergestellt worden. Bei *E. alsinifolium* steht es ebenso. Eine kurze Beschreibung unserer Beobachtungen ist deshalb gerechtfertigt.

Die genetischen Untersuchungen wurden z. T. erschwert durch starken Mehltaubefall; gerade *E. alsinifolium* und *trigonum* sind in dieser Hinsicht sehr anfällig. Am natürlichen Standort war *E. palustre* besonders oft befallen.

1. E. trigonum × alsinifolium und reziprok

Das gemeinsame Vorkommen der Kreuzungspartner in der alpinen Region gibt schon im Freien Anlaß zur Bastardbildung (vgl. Haussknecht, Rubner und die Floren); experimentell lassen sich die beiden Mischlinge leicht herstellen. Die Sämlingspflanzen zeigen in der buschigen Verzweigung große Ähnlichkeit mit *E. alsinifolium* (vgl. Abb. 3). Schon wenn die Pflanzen 9 cm hoch sind, erscheinen die Blüten-

knospen, und auch die unterirdischen Ausläufer werden früh angelegt; sie tragen Schuppenblätter an 1,5—2 cm langen Internodien und enden über der Erde als gestauchte Knospe (Abb. 11). Sie erscheinen insofern intermediär zwischen denen der Eltern, als sie dickere Endknospen tragen und kürzer sind als bei *E. alsinifolium* (gutes Bild der Art bei BARBEY, Tafel XXIII). Von den in großer Zahl angelegten Brutknospen treiben bereits im 1. Jahr mehrere aus, aber erst die im kommenden Frühjahr sprossenden Innovationen bilden 3-zählige Blattwirtel, mit größeren Blättern als die Sämlingspflanzen haben

Abb. 11. E. (trigonum × alsinifolium) F_1, Stockknospen

(Abb. 12). Die buschige Verzweigung tritt nicht mehr auf; über eine größere Zahl von Internodien hin ist die Blattstellung wirtelig mit überwiegend 3-gliedrigen Quirlen, am seltensten spiralig (Abb. 12 links). Die beiden Bastarde sind sehr wüchsig, zeigen keinerlei Entwicklungsstörungen und bei Selbstbestäubung 100%igen Samenansatz. In fast allen Töpfen sind 3-zählige Innovationen zu finden (Tabelle 4), aber der Befund sagt nicht viel, da *E. alsinifolium* selbst 3-gliedrige Wirtel ausbilden kann.

2. E. trigonum × anagallidifolium und reziprok

Die Kreuzung der beiden Arten ging sehr gut an, und alle ausgesäten Samen keimten. Aber die Sämlinge waren recht kümmerlich, die Stengel waren dünn mit 2 cm langen Internodien und niederliegend; ihre kleinen Laubblätter verfielen rasch, keine Pflanze kam zum Blühen. — TISCHLER (1950, S. 57) gibt für *E. anagallidifolium* neben der bei *Epilobium* üblichen Chromosomenzahl 18 auch 9 an. Wie sich unsere Rasse verhielt, wissen wir nicht.

3. E. trigonum × hirsutum und reziprok

Wie sehr die einzelnen Rassen einer Art in ihrem genetischen Verhalten variieren können, war bei dieser Kombination wieder zu beobachten.

a) mit E. hirsutum Jena. In den ersten Jahren wurden als Kreuzungspartner nur *E. trigonum* aus dem Schachengarten und *E. hirsutum* aus Jena verwendet. Daß Bastarde mit *E. hirsutum* Jena als Mutter häufig Störungen zeigen, ist durch MICHAELIS bekannt. Auffälliger ist, daß in unserem Fall der reziproke Bastard ebenfalls sehr gehemmt ist. Bei beiden Kreuzungen reiften nur 1—2 Samen pro Kapsel. Dennoch gelang es, in zwei aufeinanderfolgenden Jahren bei der Verwendung von *E. trigonum* als Mutter 50 Sämlinge zu pikieren. Nach Ausbildung von 2 kleinen Blattpaaren stellten sie jedoch das Wachstum ein und gingen im Laufe des Sommers ein. Beim reziproken Bastard verhielten sich 13 Sämlinge ebenso.

b) mit E. hirsutum München. Eine zufällige Beobachtung unter einer Aussaat von *trigonum*-Samen aus spontaner Bestäubung ermutigte dazu, die Versuche fortzusetzen: unter vielen Keimlingen fiel ein relativ großes Exemplar auf, das sich bei der Aufzucht als ein Bastard zwischen *E. trigonum* und *hirsutum* erwies. Daraufhin wurden die Versuche mit *E. hirsutum* München fortgesetzt und waren auch erfolgreich; die Kreuzungen ergaben pro Kapsel höchstens bis zu 10 Samen; war *E. trigonum* Vater, so reiften die Samen bevorzugt im oberen Teil der Kapsel. Die Keimlinge hatten zunächst Schwierigkeiten die Samenschale abzuwerfen, wuchsen aber zu kräftigen Pflanzen mit großen Blättern heran, die stark herabhingen, wenn *E. trigonum* Mutter war; beim reziproken Bastard standen sie beinahe waagrecht ab. Zur Blütezeit bilden sie 4—7 Ausläufer, die in ihrer Gestalt deutlich intermediär sind. Das schräg nach oben gerichtete Rhizom erreicht nur mit der Spitze die Oberfläche, wo die Schuppenblätter ergrünen; diese sind länglich, stehen dichter gedrängt als bei *E. hirsutum*, liegen aber auch nicht so fest übereinander wie bei *E. trigonum*. Die Fertilität ist gering.

Abb. 12. E. (trigonum × alsinifolium) F_1, Innovationspflanzen von Sämling

Der Übergang zum 3-gliedrigen Quirl ist, wie die Tabelle 4 zeigt, bei den primären Innovationen nicht sehr häufig. 6 Sämlinge der Kreuzung *E. hirsutum* × *trigonum* haben im folgenden Jahr nur eine 3-gliedrige Innovation (die genauen Zahlenverhältnisse sind nicht bekannt) gebildet. Als auch die sekundären Erneuerungssprosse keinen

Tabelle 4

Bezeichnung der Kreuzung	Sämlinge		Innovationspflanzen						Pfl. mit 3-zähl. Innovat.	
	Jahr	Anzahl	Jahr	2-gl	3-gl	4-gl	zerstr. bebl.	Summe	*n*	%
1. *E. (trig.* Sch. ×*alsinif.)* . .	1954	31	1955	120	186	—	18	324	31	100,00
2. *E. (alsinif.* ×*trig.* Sch.*)* .	1954	30	1955	119	177	—	35	331	29	96,66
3. *E. (trig.* Sch. × *hirsutum* Mü. 6*)*	1953/54	8	1955	57	3	—	1	61	3	37,50
4. *E. (hirsutum* Mü. 6 × *trig.* Sch.*)*	1952	6	1953	?	?	?	?	?	1	(16,66)
		16[1]	1955	58	16	2	1	77	8	100,00
5. *E. (trig.* 45 ×*mont. albifl.)*	1952	12	1953	26	6	—	—	32	4	(33,33)
			1954	13	19	—	—	32	11	91,66
6. *E. (trig.* 16 ×*mont.* 3-gl. 2*)*	1953	15	1954	27	10	—	—	37	7	46,66
7. *E. (mont. albifl.* ×*trig.* Sch.*)* .	1952	12	1953	20	9	—	2	31	8	(66,66)
			1954	32	24	—	—	56	12	100,00
8. *E. (trig.* Sch. ×*palustre)* . .	1952	13	1953	34	1	—	—	35	4	(7,69)
		24[1]	1955	154	31	—	—	185	15	62,50
9. *E. (palustre* ×*trig.* 15b*)* . .	1952	6	1953	14	—	—	—	14	—	(0,00)
			1954	?	6	—	—	?	5	83,33
			1955	?	?	—	—	?	6	100,00
10. *E. (trig.* Sch. ×*parvifl.* West.*)*	1953	106	1954	233[2]	47	—	—	280	34	32,07
11. *E. (parvifl.* West. ×*trig.* 45*)*	1953	41	1954	128	52	—	—	180	18	43,90
12. *E. (trig.* Davos ×*parvifl.* Hochalt.*)*	1954	46	1955	205	22	—	9	236	17	36,95
13. *E. (parvifl.* Hochalt. ×*trig.* Davos*)*	1954	46	1955	235	77	—	8	320	37	80,43
14. *E. (trig.* 15b ×*roseum* 14*)* .	1953	25	1954	18	37	—	—	55	22	88,00
15. *E. (roseum* 14 ×*trig.* Sch.*)* .	1953	20	1954	?	?	—	—	?	20	100,00

[1] Versetzte Innovationspflanzen.

[2] Die Zahlen wurden bereits im Herbst 1953 ermittelt.

höheren Prozentsatz an 3-gliedrigen Formen aufwiesen, wurden sie 1954 einzeln in einen Topf (insgesamt 16) versetzt, wobei jeweils auf die

Abkömmlinge einer Sämlingspflanze geachtet wurde. Durch zusätzliche Düngung gelang es, den Anteil der 3-gliedrigen Innovationspflanzen im Jahre 1955 auf 50% zu steigern; bezogen auf die Anzahl der Individuen (6 Sämlinge) — worauf es uns hauptsächlich ankommt — sind es sogar 100% (Tabelle 4).

4. E. trigonum × montanum und reziprok

Die beiden Arten bastardieren im Freien häufig (Haussknecht und Rubner). Schwierigkeiten treten bei der Herstellung der Kreuzung und

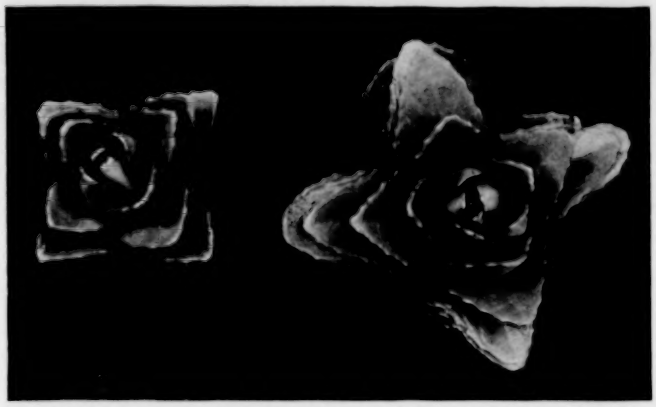


Abb. 13. E. (montanum albiflorum × trigonum) F_1, Stockknospen

Aufzucht der Sämlinge nicht auf. Nur wenige taube Samen sind in den Kapseln zu finden.

a) E. trigonum Schachen × montanum Arzbachtal und reziprok. Beide reziproke Mischlinge zeigen als Sämlinge im Aussehen deutlich intermediäres Verhalten. Mit *E. montanum* als Mutter war bei Blühbeginn der Bastard nur halb so groß wie bei der reziproken Kreuzung; zu dieser Zeit hatte die Pflanze 6 Blattpaare ausgebildet und war 8 cm hoch. Intermediär ist die Größe der Blüte und die Farbe der Kronblätter; die Innovation wie unter b).

b) E. montanum albiflorum × trigonum Schachen. Von der Sämlingspflanze ist zu sagen, daß sie geradezu luxuriert. Dennoch sind die Samenkapseln nur zur Hälfte mit Samen gefüllt. Die im Spätsommer über der Erde erscheinenden Stockknospen, in der Regel 2—3, besitzen verhältnismäßig derbe Schuppenblätter mit anfänglich streng decussierter Anordnung. Mitunter ist in der Knospe der Übergang zur Dreizähligkeit schon im Herbst zu beobachten, weil die Schuppenblätter bei deutlich intermediärem Verhalten sich nicht dachziegelförmig decken (Abb. 13). Die Dominanz des *trigonum*-Merkmals bestätigen die in der Tabelle 4 zusammengefaßten Ergebnisse.

c) E. trigonum 45 × montanum albiflorum. Die Entwicklung der Sämlingspflanze wie vorher. Die Pollenentwicklung ist gehemmt, der Samenansatz spärlich. Die Narbe der Blüte war fast keulenförmig mit z. T. wenig ausgegliederten Lappen; beim reziproken Bastard (b) waren sie etwas besser ausgebildet.

Abb. 14. E. (trigonum × palustre) F_1, Innovationspflanze von Sämling

5. E. trigonum × palustre und reziprok

Die Kreuzung geht gut an; auch im Freien bastardieren die beiden Arten (HAUSSKNECHT). Der Erbgang des *trigonum*-Merkmals war bei beiden Mischlingen, die keine Unterschiede aufweisen, anfangs nicht durchsichtig, da die Sämlingspflanzen sehr schwach sind, noch vor Blühbeginn umfallen und nur 2—3 wenig kräftige, oberirdische Überwinterungsknospen (Merkmal von *E. palustre*) in Form von Gemmen an bis zu 3 cm langen Ausläufern bildeten. Erst bei den sekundären Erneuerungssprossen erfolgte die Umstellung von 2 auf 3 Blätter im Wirtel (Tabelle 4, 8. u. 9.). Die kräftigeren Innovationspflanzen (Abb. 14) sind fähig, durchschnittlich 7 bis 8 Brutknospen zu erzeugen; über ihre Form gibt die Abb. 15 Aufschluß. — Nach Selbstbestäubung reiften nur 2—3 Samen pro Kapsel.

6. E. trigonum × parviflorum und reziprok

Beide Kreuzungen gelingen leicht, und die Sämlinge entwickeln sich gut; beschrieben ist ein Bastard bis jetzt noch nicht.

a) E. trigonum Schachen × parviflorum Westerham und reziprok. War *E. trigonum* Mutter, so entwickelten sich die Sämlinge ohne Hemmung. Mit *E. parviflorum* als Mutter zeigten sie an den 3—4 ersten Blättern Störungen; entweder war die Blattfläche gewölbt, oder die Spitze war deformiert. Gesunde Blätter sind bei beiden Bastarden unbehaart wie bei *E. trigonum*, im Habitus treten die Züge von *E. parviflorum* sehr hervor. Die kräftigen Sämlinge erzeugen durchschnittlich 3 Erneuerungsknospen, die fast ganz über der Erde erscheinen (Merkmal von *E. parviflorum*). Die 3-gliedrigen Innovationen sind bereits im Herbst leichter festzustellen als bei *E. trigonum*, da die

jüngsten Blätter etwas spreizen. Bei Rückkreuzungen erhält man bis zu 10 Samen pro Kapsel, bei Selbstungen nur ausnahmsweise Samen, weshalb die Kapseln sehr klein bleiben (3 cm lang statt 6—7 cm).

b) E. parviflorum Westerham × trigonum 45. Die Innovationen dieses Bastards waren etwas größer als bei a), ihre Schuppenblätter besaßen mehr Anthocyan und waren weiter nach außen und abwärts gebogen.

Abb. 15. E. (palustre × trigonum) F_1, Winterknospen

c) E. trigonum Davos × parviflorum Hochaltingen und reziprok. Die Gestalt der Innovationen war bei den reziproken Bastarden etwas verschieden, wie in a). Dreizählige Innovationen waren bei Verwendung von *E. parviflorum* als Mutter häufiger (Tabelle 4, Nr. 12 u. 13). *E. parviflorum* Hochaltingen kann selbst 3-zählige Innovationen machen. Deshalb ist bemerkenswert, daß bei der Kreuzung mit *E. parviflorum* als Vater nur 37% 3-zählige Erneuerungssprosse gebildet wurden und auch bei der reziproken Kreuzung nicht mehr als 80%.

7. E. trigonum × roseum und reziprok

Der Bastard ist als Sämling stark verzweigt, was auf Rechnung von *E. roseum* zu setzen ist. Bis zur Blütenbildung wurden 4 Blattpaare abgegliedert. Die Blätter der Blütenregion und der Seitentriebe weisen Störungen auf, die für Kreuzungen mit unserem *E. roseum* typisch und auf den Sämling beschränkt sind: die Laubblätter und Brakteen sind sichelförmig und stark gewölbt, da das Randwachstum des Blattes mit

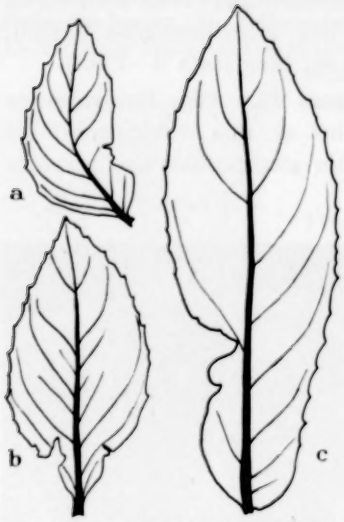


Abb. 16 a—c. Defekte Stengelblätter, a und b von E. (trigonum × roseum) F_1, c von E. (hirsutum München × roseum) F_1

dem Spreitenwachstum nicht Schritt hält (Abb. 16a u. b). Die Innovationen erscheinen über der Erde und ergrünen. Ihre Schuppenblätter sind schon im Herbst etwas entfaltet, zeigen damit intermediäres Verhalten und gestatten schon im 1. Jahr annähernd den Prozentsatz der 3-gliedrigen Innovationen zu ermitteln; dieser erhöht sich bei weiterer Überprüfung im kommenden Frühjahr, wobei aber die Gesamtzahl der Erneuerungssprosse abnimmt (Überwinterungsschäden). Die Stocksprosse, die teilweise schon im 1. Jahr austreiben, erinnern durch den unverzweigten Unterbau sehr an die *trigonum*-Innovationen; sie sind meistens 3-zählig beblättert (Tabelle 4, Nr. 14 u. 15).

II. Die Rückkreuzungen der F_1-Bastarde

Die Samenanlagen sowie der Pollen der Bastarde sind größtenteils untauglich, ausgenommen in der Verbindung *E. trigonum* mit *alsinifolium*. Mehr als 10 Samen pro Kapsel wurden daher bei Rückkreuzungen und Selbstungen der F_1-Bastarde nicht geerntet, so daß viele Bestäubungen ausgeführt werden mußten, um die in Tabelle 6 aufgeführten Sämlinge aufzuziehen.

Der Prozentsatz der tauglichen Samenanlagen wurde aus Kapseln von spontan bestäubten Blüten bestimmt. Der Pollen wurde auf Narbenschleim von *Oenothera* oder in 5%ige bzw. 10%ige Glucoselösung mit 0,01% H_3BO_3-Zusatz ausgesät, und die gekeimten Körner wurden unter dem Mikroskop ausgezählt. Die Ergebnisse sind in der Tabelle 5 zusammengefaßt.

Auf dem Narbenschleim keimte bis zu 60% nur Pollen des Bastards *E. (trigonum × palustre)*; die Pollenkörner waren noch in Tetraden beisammen; die so zusammengefaßten Pollenkörner verhielten sich immer gleich. In der Glucoselösung keimte dieser Bastardpollen nicht aus; ebenso verhielt sich der Pollen von *E. (hirsutum × trigonum)*.

Die F_2-Generationen zeigen die Dominanz des *trigonum*-Merkmals. in den Bastarden die Dreizähligkeit erst in den Erneuerungsrreicht werden kann, versteht sich von selbst, und für deren nen aus Rückkreuzung wie aus Selbstbestäubung gilt dasselbe, die Beurteilung immer mindestens 2 Jahre erforderlich sind.

Tabelle 5

Bezeichnung des Bastards	Taugliche Samenanlagen	Keimfähiger Pollen	Nach Kreuzung des Bastards mit	Samen in % der Samenanlagen
E. (alsinif. × trig.) . . .	100	100	*alsinifolium*	100
E. (trig. × alsinif.) . . .	100	100	*alsinifolium*	100
E. (mont. albifl. × trig.) . .	40	20	*mont. albifl.*	10
E. (trig. × mont.)	30	60	*montanum*	20
E. (trig. 45 × mont. albifl.)	20	[2]	*mont. albifl.*	10
E. (roseum × trig.)	10	[1]	*roseum*	2—5
E. (trig. × roseum)	10	[1]	*roseum*	2—5
E. (hirs. × trig.)	20	0	*trigonum*	17
E. (trig. × hirs.)	18	0—2	selbst	8
E. (parvifl. × trig.)	10	3	—	—
E. (trig. × parvifl.)	15	?	*parviflorum*	12

[1] schlecht. [2] sehr schlecht.

Und nun zeigen die Nummern 3—11 der Tabelle 6, daß bei Rückkreuzung der *trigonum-montanum*-Bastarde mit dem rezessiven Elter *montanum* die Häufigkeit der dominant geprägten Nachkommen fast immer etwas über der theoretischen Zahl liegt; der Mittelwert ist 57,31. Wie oben erwähnt, kann *E. montanum* mitunter auch über die Innovation den Weg zur Dreizähligkeit finden. Wenn bei den Bastarden mit *E. roseum*, *hirsutum*, *parviflorum* die Häufigkeit der dominant geprägten Nachkommenschaft nur 33, 21, 12% betrug, so ist das nicht schwer zu verstehen; nicht alle Individuen mit dem dominanten Allel haben den Charakter schon an den primären Erneuerungssprossen manifestieren können.

Überraschenderweise kommt das Verhältnis Dreizähligkeit zu Zweizähligkeit dem Wert 1:1 in den Kreuzungen mit *E. alsinifolium* am nächsten; der Mittelwert ist 53%. Überraschend ist das Ergebnis insofern, als *E. alsinifolium* selber zur Bildung 3-zähliger Erneuerungssprosse neigt. — Einmal war in Nr. 13, *E. (parviflorum × trigonum) × parviflorum*, sogar eine 5-gliedrige Innovation ausgebildet.

Auch bei den Rückkreuzungen ist der Habitusunterschied zwischen Sämlings und Innovationspflanzen, wie schon mehrfach erwähnt, aufgefallen; dies wurde besonders deutlich bei *E. (hirsutum* Mü. *× trigonum) × hirsutum* Mü.

Mit dem *dominanten* Elter *E. trigonum* wurde der Bastard *E. (trigonum × hirsutum)* rückgekreuzt. Das Ergebnis war:

Von 64 Sämlingspflanzen im Jahr 1953 wurden 110 2-zählige, 3 dreizählige Innovationen gebildet. Von diesen Innovationspflanzen wurden 101 im Sommer 1954 auf große Töpfe verteilt und gedüngt; sie bildeten 1955 folgende Erneuerungssprosse: 2-zählig 483, 3-zählig 354, 4-zählig 6, wechselständig 2.

Tabelle 6

Bezeichnung der Rückkreuzung	Sämlinge		Innovationspflanzen						Pfl. mit 3-zähl. Innovat.	
	Jahr	Anzahl	Jahr	2-gl	3-gl	4-gl	zerstr. bebl.	Summe	*n*	%
1. *E. (alsinif. × trig.) × alsinif.*	1954	179	1955	328	228	2	225	783	108	60,33
2. *E. (trig. × alsinif.) × alsinif.*	1954	125	1955	193	105	2	170	470	58	46,40
3. *E. (mont. albifl. × trig.) × mont. albifl.*	1953	71	1954	45[1]	26[1]	—	—	?	26	(36,60)
			1955	30[1]	45[1]	—	—	?	45	63,38
4. *E. (trig. 45 × mont. albifl.) × mont. albifl.*	1953	68								
			1954	42[1]	26[1]	—	—	?	?	?
			1955	30[1]	38[1]	—	—	?	38	55,88
5. *E. (trig. 15 b × mont. 3-gl.) × mont.* . .	1954	102	1955	469	165	—	87	751	69	67,64
6. *E. (trig. 16 × mont. 3-gl.) × mont. 3-gl.*	1954	22	1955	90	41	—	12	143	16	72,72
7. *E. (trig. 15 b × mont. 3-gl.) × mont.* . .	1954	97	1955	395	108	—	55	558	40	41,23
8. *E. (roseum × trig.) × roseum*	1953	42	1954	28[1]	14[1]	—	—	?	14	33,33
9. *E. mont. albifl. × E. (mont. albifl. × trig.)*	1954	162	1955	501	299	1	14	815	95	58,64
10. *E. mont. albifl. × E. (mont. albifl. × trig.)*	1954	139	1955	492	207	3	91	853	91	65,46
11. *E. mont. albifl. × E. (trig. × mont. albifl.)*	1954	33	1955	162	58	—	13	233	19	57,57
12. *E. (hirs.* Mü. × *trig.) × hirs.* Mü. .	1954	99	1955	591	29	—	5	625	21	21,21
13. *E. (parvifl.* West × *trig.) × parvifl.* West.	1954	86	1955	434	12	2[2]	6	451	10	11,62

[1] Betrifft Anzahl der Töpfe, nicht Innovationspflanzen.

[2] Eine Pflanze davon ist 5-gliedrig.

Die Nachkommen der Sämlingspflanzen aus den ursprünglich 64 Töpfen wurden gesondert behandelt, so daß festgestellt werden konnte, daß von ihnen 45, d. h. 70,31% das dominante Merkmal zeigten; 30% der Individuen konnten das *trigonum*-Merkmal noch nicht manifestieren. Gerade dieser letzte Versuch zeigt, daß, wie bei der ersten Bastardierung, der Übergang von zwei auf drei Blätter im Wirtel Zeit braucht, wenn *E. hirsutum* beteiligt ist.

Sehr fruchtbar waren die aus der Rückkreuzung *E. montanum albiflorum* × E. *(montanum albiflorum* × *trigonum)* hervorgegangenen Pflanzen; wurde der Bastard mit *E. montanum albiflorum* rückgekreuzt, so waren die Pflanzen äußerst unfruchtbar, wenn bei der primären Kreuzung *E. trigonum* als Mutter gedient hatte (Tabelle 6, 4., 5., 6., 7.; vgl. unten plasmaempfindliches Gen).

III. Die Selbstungen der Bastarde

Noch schlechter als bei der Rückkreuzung ist das Ergebnis der Selbstung, weil sowohl weibliche wie männliche Keimzellen, die zusammengebracht werden sollen, großenteils untauglich sind. Die geringe Fruchtbarkeit der F_1-Bastarde und die Entwicklungsstörungen in der F_2-Generation bedingten, daß nur wenige brauchbare Resultate erzielt werden konnten. Bei den Selbstungen der Bastarde *E. (trigonum* × *hirsutum)*, *E. (trigonum* × *roseum)* und *E. (trigonum* × *palustre)* konnte durchschnittlich nur 1 Samen pro Kapsel geerntet werden. In der F_2-Generation der Kreuzung *E. alsinifolium* × *trigonum* traten bis zu 5% Nachkommen mit verwaschener Gelb- bis Weißscheckung auf; um Plastidenentmischung handelt es sich dabei sicher nicht.

1. E. (trigonum Schachen × *palustre) selbst*

Der spärliche Samenansatz ermöglichte die Aufzucht von nur 18 Pflanzen; sie waren reich verzweigt, erreichten die Stärke der Elternpflanzen jedoch nicht. Die Innovationen waren meist kleiner als bei *E. palustre*. Von 18 Sämlingspflanzen bildeten 4 dreigliedrige Erneuerungssprosse, also im Verhältnis 4,5:1 statt 3:1. Selbstet man den reziproken Bastard, so bekommt man Sämlingspflanzen, deren Innovationen an der Spitze dunkel gefärbt sind.

2. E. (trigonum × *roseum) selbst*

In der F_2-Generation dieser Kreuzung zeigten mehrere Pflanzen Zusammendrängung der Blätter bis zu 5 an einem Knoten; ihre Innovationen hielten an diesem anomalen Verhalten fest. Welche Formen die Blätter und Blattverwachsungen dabei annehmen, ist in der Abb. 17 dargestellt. Auffallend ist bei dieser Selbstung, daß unter den Erneuerungssprossen relativ viele 4-zählig beblätterte Individuen anzutreffen sind (Tabelle 7).

3. E. (montanum albiflorum × *trigonum Schachen) selbst*

An den Innovationen der aus Selbstung hervorgegangenen Pflanzen fand sich unregelmäßige spiralige Blattstellung, die schon Rubner vom primären Bastard beschreibt; es waren immer zwei Blätter einander genähert, das dritte war weiter entfernt (ähnlich wie Abb. 12 links).

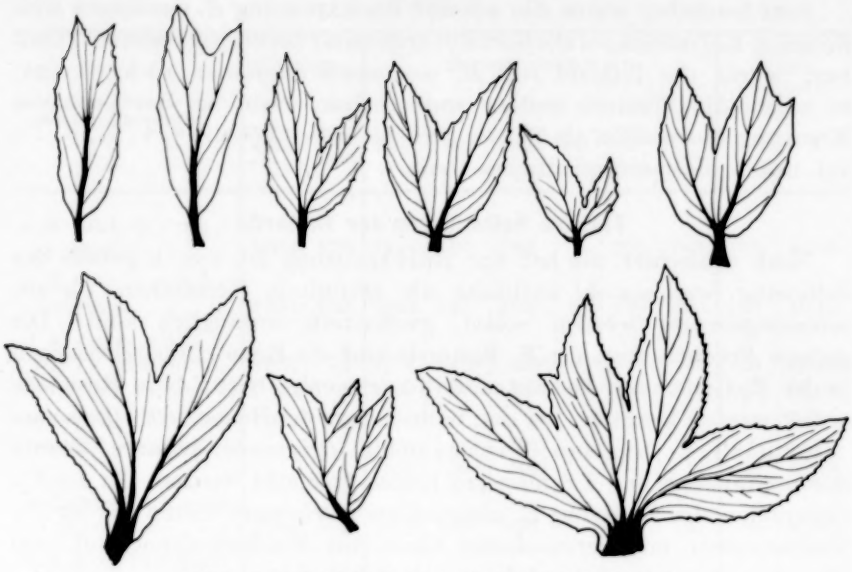


Abb. 17. Stengelblätter von E. (trigonum × roseum) F_2

Die Ergebnisse der Selbstung sind in der Tabelle 7 zusammengefaßt, wobei die Verluste an Pflanzen — über 17% — nicht aufgeführt sind. Die Keimfähigkeit schwankte zwischen 70 und 80%. Die Häufigkeit der 3-zähligen Innovationen liegt zwischen 60 und 76%. Der Mittelwert ergibt 70,82% dominant geprägter Individuen, was deutlich für eine monohybride Vererbung spricht.

Tabelle 7

Bezeichnung der Selbstung	Sämlinge		Innovationspflanzen							Pfl. mit 3-zähl. Innov.	
	Jahr	Anzahl	Jahr	2-gl	3-gl	4-gl	zerstr. bebl.	verbändert	Summe	*n*	%
E. (trig. × roseum) selbst	1953	10	1954	5[1]	5[1]	—	—	—	?	5	50,00
		16[2]	1955	15	103	17	4	18[3]	57	6	60,00
E. (trig. × roseum) selbst	1953	15	1954	41	16	—	—	—	57	9	60,00
E. (trig. × roseum) selbst	1954	42	1955	155	124	—	1	28	308	32	76,19
E. (mont. albifl. × trig. Sch.) selbst	1954	53	1955	169	131	3	11	—	314	38	71,69

[1] Die Zahl bezieht sich nicht auf die Anzahl der Individuen, sondern auf die Töpfe.

[2] Die Innovationen von 1954 wurden einzeln in 16 Töpfe versetzt.

[3] Die Hälfte der Sämlingspflanzen hatte verbänderte Innovationen.

IV. Weitere Bastarde

Im folgenden wird die Beschreibung einiger Bastarde angefügt, die z. T. experimentell noch nicht hergestellt wurden.

1. E. alsinifolium × roseum und reziprok (neu)

Beide Kreuzungen gelingen verhältnismäßig gut. Als Sämlingspflanze erreichen die beiden reziproken Bastarde kaum die Höhe von *E. alsinifolium* und sind wie dieses buschig verzweigt, besonders dann, wenn der Hauptgipfel gestört ist, was häufig vorkommt. Beide reziproke Bastarde wurden nicht von Mehltau befallen; es macht sich also hier der Einfluß von *E. roseum* stark bemerkbar, während in der Verbindung mit *E. trigonum* eine solche Resistenz nicht erreicht wird.

2. E. hirsutum Mü. × alsinifolium und reziprok (neu)

Der Versuch, die beiden im Habitus so unterschiedlichen Pflanzen zu bastardieren, gelang recht gut. Die Blätter der Reziproken sind gehemmt, kraus eingerollt und wurden stark von Mehltau befallen. Genauere Analyse wurde nicht vorgenommen.

3. E. hirsutum Mü. × roseum

Es wird wiederholt bestätigt (Renner und Kupper, Schwemmle, Brücher, Eschenbecher), daß der Bastard schwer herzustellen ist. Von unseren verwendeten Sippen gingen nur die Kreuzungen mit *E. hirsutum* München an; meist reiften im oberen Teil der Kapsel nur 3—4 Samen. Die Sämlinge wuchsen zu kräftigen Pflanzen heran, zeigten aber in der Blattbildung eine ähnliche Hemmung wie bei den Bastarden zwischen *E. roseum* und *E. trigonum*: die Wölbung der Blätter ist infolge ihrer Größe besonders ausgeprägt, ihr Randwachstum stark gestört (Abb. 16c). Die Blüten sind fast pollensteril, bei Eigenbestäubung findet kein Samenansatz statt. Auffällig ist, daß von 10 Innovationssprossen drei 3-zählig waren; einer davon ist zum 2-gliedrigen Wirtel zurückgesprungen.

4. E. roseum × hirsutum Mü.

Während bei Schwemmle (1927, S. 14) „die Kreuzung *roseum* ♀ × *hirsutum* ♂, auch unter Verwendung verschiedener Eltern, immer leicht gelang", verhielt sich unser Material wie bei der reziproken Kreuzung. Fünf Keimlinge entwickelten sich zu blühenden Pflanzen; ihre Blätter waren in der gleichen Weise verbildet. Der Pollen war gut entwickelt, jedoch wurden bei Eigenbestäubung nur spärlich Samen erzeugt; bei Fremdbestäubung bis zu 70%.

Gewölbte Blätter traten auch bei den Reziproken zwischen *E. roseum* und *montanum* auf. Diese Wachstumsstörung scheint also eine Besonderheit der von uns verwendeten *roseum*-Sippe zu sein.

5. E. montanum albiflorum × hirsutum Jena und hirsutum Hochaltingen

Die Bastarde tragen sehr schmale Blätter und haben schwach ausgebildete Sproßachsen, die in Kreuzungen mit *E. hirsutum* Hochaltingen so wenig verholzt sind, daß sie umknicken. Querschnitte durch die Sproßachsen beider Bastarde zeigten die Fasern des Xylemkörpers unverholzt und die verholzten Gefäße spärlich.

V. Die Vererbung der Blütenfarbe von E. montanum albiflorum

Das weißblühende *E. montanum* wird als „Standortsform" beschrieben (HEGI). Kreuzungen innerhalb der Art wie mit *E. trigonum* ergaben für unsere Sippe, daß ein recessives Gen vorliegt (Tabelle 8).

Tabelle 8

	Blütenfarbe		
	weiß	rosa	r : R
a) F_1-Bastarde:			
E. mont. Tölz × *mont. albifl.*	—	9	
E. mont. Arzb. × *mont. albifl.*	—	9	
b) Rückkreuzungen:			
E. (mont. albifl. × *mont.* Arzb.) × *mont. albifl.*	88	84	
E. (mont. Tölz × *mont. albifl.)* × *mont. albifl.*	47	45	
	128	129	1:1,007
E. (mont. albifl. × *trig.* Schachen) × *mont. albifl.*	48	39	
E. (trig. 45 × *mont. albifl.)* × *mont. albifl.*	38	39[1]	
E. mont. albifl. × *E. (trig.* Sch. × *mont. albifl.)*	39	58	
E. mont. albifl. × *E. (mont. albifl.* × *trig.* Schach.)	77	68	
E. mont. albifl. × *E. (trig.* Sch. × *mont. albifl.)*	18	15	
	215	219	1:1,018
c) Selbstungen der Bastarde:			
E. (mont. albifl. × *mont.* Arzb.) selbst	77	175	1:2,27
E. (trig. 45 × *mont. albifl.)* selbst[2]	16	40	1:2,50
E. (mont. albifl. × *trig.* Sch.) selbst	10	29	1:2,90
	103	244	1:2,37

[1] 45 Pflanzen hatten gehemmte Blüten; sie sind hier z. T. nicht aufgeführt (siehe unten Tabelle 9).

[2] 17 Pflanzen hatten verkümmerte Blüten; sie sind weiter unten in Tabelle 9 aufgeführt.

Über die Vererbung der weißen Blütenfarbe von *E. roseum* (rote Nerven auf weißem Grund) berichtet ESCHENBECHER (S. 100) nach der Kreuzung mit *E. hirsutum*. Bei Selbstung des Bastards *E. (trigonum Schachen* × *roseum)* blühten von 53 Sämlingspflanzen 42 rosa wie F_1, 10 reinweiß und 1 Sämling weiß mit roten Nerven. Rückkreuzung des Bastards *E. (montanum* × *roseum)* mit *roseum* brachte 16 rosablühende, 5 weißblühende und 5 Pflanzen mit weißen Petalen und roten Adern. Die Selbstung des Bastards *E. (roseum* × *montanum)* brachte unter 7 Sämlingen 2 mit reinweißen Blüten.

VI. Über das Auftreten eines plasmaempfindlichen Gens bei einem Epilobium-trigonum-Bastard

Die Untersuchungen über die Vererbung der Blütenfarbe bei *E. montanum albiflorum* München im Jahre 1953 waren z. T. durch das Verhalten der Rück-

kreuzung *E. (trigonum* 45 × *montan. albifl.)* × *montanum albiflorum* beeinträchtigt: 45 Pflanzen kamen größtenteils überhaupt nicht zum Blühen. Der Grund hierfür wurde zunächst in der schlechten Witterung gesucht, da die Pflanzen im Freien den Außeneinflüssen stärker unterworfen waren.

Im Jahre 1954 wurde beobachtet, daß sich die Störung der Blütenbildung immer bei der Rückkreuzung des Bastards *E. (trigonum* × *montanum)* mit *montanum* bemerkbar macht, und zwar nur dann, wenn *E. trigonum* als Mutter dient. Erwartungsgemäß tritt die Störung auch bei Selbstungen des Bastards *E. trigonum* × *montanum albiflorum* auf, was sich bei genauer Nachprüfung von Versuchsergebnissen aus dem Jahre 1952 bestätigte (vgl. Tabelle 8). Die gehemmten Blüten sind nicht immer in gleich starkem Maße verkümmert; meist sind es winzig kleine Knöspchen, wie ESCHENBECHER das von E. hirsutum (Abb. 2) darstellt. Nach den Erfahrungen und Darlegungen von MICHAELIS dürfte es sich dabei um die Wirkung des Plasma von *E. trigonum* auf ein homozygot vorhandenes *E. montanum*-Gen handeln. Daß nur ein einziges Gen im Spiel ist, machen die Zahlen der Tabelle 9 wahrscheinlich.

Tabelle 9

	Gehemmt	Normalblütig	
Rückkreuzung:			
E. (trig. 45 × *mont. albifl.)* × *mont. albifl.* .	45	71	
E. (trig. 15b × *mont.* 3-gl. 1) × *mont.* . . .	46	59	
E. (trig. 16 × *mont.* 3-gl. 2) × *mont.*	11	12	
E. (trig. 15b × *mont.* 3-gl. 1) × *mont.* . . .	38	59	
Summe:	140	201	1:1,43
Selbstung:			
E. (trig. 45 × *mont. albifl.)* selbst	17	56	1:3,29

Keine gehemmten Blüten treten in folgenden Kreuzungen auf:
E. (mont. albifl. × trig.) × mont. albifl., E. mont. albifl. × E. (mont. albifl. × trig.), E. mont. albifl. × E. (trig. × mont. albifl.).

Besprechung

An *Epilobium trigonum (alpestre)*, das im Mittelpunkt unserer Untersuchung steht, überraschte zunächst, daß die Sämlingspflanzen immer decussiert beblättert sind, während die Pflanze im Freien an den aus Stockknospen hervorgegangenen Stengeln meist 3-gliedrige Blattwirtel trägt. Weitere Information zeigte dann, daß 2-gliedrige Wirtel an den Keimpflanzen solcher Pflanzen, die später mehrgliedrige Quirle erzeugen, ganz gewöhnlich sind. An *Epilobium trigonum* ist die Erscheinung deshalb besonders auffällig, weil die Sämlinge in ihrer ungewöhnlichen Tracht in wenigen Monaten blühreif werden. *Lysimachia ciliata* und andere Arten der Gattung verhielten sich insofern anders, als sie im ersten Jahr als Jugendform im Topf nicht zur Blüte kamen, und ebenso war es bei *Lythrum salicaria*[1].

[1] Die Beobachtungen an *Lysimachia*, *Lythrum*, *Hypericum* hat Herr Prof. RENNER mir zum Vergleich mit den meinigen an *Epilobium* überlassen.

Dreizählig beblätterte Sämlinge von *Epilobium* gehen wohl in den meisten Fällen auf Embryonen mit 3 Keimblättern zurück. Trikotylie war bei unseren Epilobien nicht häufig. Zum Vergleich haben wir auch *Lythrum salicaria* und einige *Lysimachia*-Arten beobachtet. Die Tabelle 10 gibt die Zahlen.

Die Trimerie wurde an den Keimstengeln trikotyler Sämlinge von *Epilobium* meistens beibehalten, bis der normale Übergang zur zerstreuten Blattstellung eintrat. Daß auf einige 3-zählige Wirtel 2-zählige

Tabelle 10

	Dikotyle Sämlinge	Trikotyle Sämlinge	Trikotyle in %
Epilobium			
montanum L.	1400	5	0,36
parviflorum Schreber	2000	1	0,05
alsinifolium Vill. . .	100	1	1,00
hirsutum L.	2000	1	0,05
trigonum Schrank .	3000	2	0,07
Lysimachia[1]			
ciliata L.	1220	45	3,69
decurrens Forst. fil. .	1280	20	1,56
lichiangensis Forrest	825	9	1,09
punctata L. I . . .	590	2	0,34
punctata L. II . . .	930	14	1,51
quadrifolia L. . . .	1510	14	0,93
verticillaris Spreng. .	780	3	0,38
Lythrum salicaria L. . .	1690	0	0,00

[1] Die Speciesnamen, unter denen die betreffenden Sämereien von verschiedenen botanischen Gärten ausgegeben waren, wurden nicht auf ihre Richtigkeit geprüft.

folgten, kam aber auch vor, sogar bei der einen von zwei trikotylen *trigonum*-Pflanzen. Die Sämlingspflanze hat also immer, sogar bei *Epilobium trigonum*, eine starke Tendenz zur Zweizähligkeit: decussierte Blattstellung tritt als Besonderheit der Jugendform auf. Das gilt auch für die verticillaten Lysimachien, die an trikotylen Sämlingen nicht selten die Regression von 3 zu 2 Gliedern im Wirtel zeigten. VON VEH berichtet von *Loasa aurantiaca*, daß in einem Falle über den 3 Kotyledonen sofort die normale decussierte Blattstellung einsetzte (1931, S. 145). Ein Übergang von der Dimerie zur Trimerie wurde an dikotylen Sämlingen weder von *Epilobium* noch von *Lysimachia* oder *Lythrum* beobachtet.

Anders verhält sich *Hypericum coris*, das an sehr dünnen Stengeln schmal lineale Blätter trägt. Der Sämling beginnt mit decussierter Blattstellung, nach 4—8, am häufigsten nach 6 oder 7 Blattpaaren springt die Gliederzahl im Wirtel auf 3, oder nach 5—8, am häufigsten nach 8 oder 7 Paaren gar von 2 auf 4. Die Dreizähligkeit schreitet mitunter, nach dem 8. bis 10. Wirtel, zur Vierzähligkeit fort,

aber die Tetramerie kann auch, nach dem 8. bis 16. Wirtel, zur Trimerie zurückgehen. Schattig gestellte Töpfe, an denen die Wirkung des Lichtmangels auf die Blattstellung am Zuwachs beobachtet werden sollte, sind leider verlorengegangen.

Ähnlich verhält sich nach Hülsbruch die Labiate *Dysophylla verticillata* Benth., bei der die Zahl der Glieder im Wirtel bis zu 8 (ausnahmsweise 10) steigen kann; eine allgemeine Beziehung der Gliederzahl zur Ernährung konnte hier nicht gefunden werden.

Die Tendenz zur Dreizähligkeit kommt bei *Epilobium trigonum* erst an den Erneuerungssprossen, die an einem Sämling meistens zu 4, ausnahmsweise bis zu 10 auftreten, zum Ausdruck, und auch hier unter den günstigsten Bedingungen unserer Experimente zu höchstens 75% der Triebe. Auch wenn die Sämlingsindividuen ausgezählt werden, die mindestens eine 3-zählige Innovation bringen, wird eine Häufigkeit von 100% selten erreicht.

Dreizählige Stocksprosse wurden bei *E. montanum* wenige Male beobachtet, bei *E. roseum* — das keinen trikotylen Keimling lieferte — einmal, bei *E. hirsutum* einmal, bei normalem *E. parviflorum* gar nicht. Über eine Sippe von *E. parviflorum* mit ungewöhnlicher Blattstellung vgl. unten S. 174.

Auch die Erneuerungssprosse von *E. trigonum* scheinen immer mit decussiert stehenden Schuppenblättern zu beginnen, und wenn sie die Dreizähligkeit erreichen, geschieht das noch in der schuppentragenden Knospe, vor der Bildung von Laubblättern, die zu dreien aus der Knospe auftauchen. So ist es nicht zu verwundern, daß im Herbst gekeimte Sämlinge von *E. trigonum*, die bis zum Schossen im Frühjahr eine kleine Rosette gebildet haben, es nie zur Bildung mehrzähliger Quirle bringen. *E. alsinifolium* verhält sich nicht anders. — Bei *Lysimachia* (z. B. *L. ciliata*) kann, wie in vielen anderen Fällen, die Vermehrung der Quirlglieder von 3 auf 4 in der Laubblattregion erfolgen (Abb. 18) und ebenso (z. B. bei *L. vulgaris*) eine Verminderung bis auf 2 gegen das Ende nichtblühender Triebe.

Daß eine Erhöhung der Gliederzahl im Wirtel mit einer Verstärkung der Achse zusammenhängt, hebt z. B. Troll hervor (1937, S. 410). Primär muß eine Erstarkung des Vegetationspunktes erfolgen, und eine solche wird durch gute Ernährung begünstigt sein. Tatsächlich hat sich der Prozentsatz dreizähliger Erneuerungssprosse bei *E. trigonum* durch sehr gute Ernährung in großen, gut gedüngten Töpfen von 34% auf 75% steigern, durch Hungerkultur auf etwa 4% herabdrücken lassen. Bei *Lysimachia ciliata* trug von 3 Erneuerungssprossen einer 2-jährigen Pflanze der stärkste von unten an 4-gliedrige, ein etwas schwächerer erst 3-, dann 4-gliedrige Quirle, ein besonders schwacher war decussiert beblättert (Abb. 18); Achselsprosse am Laubtrieb sind immer 2-zählig. Schwache Achselsprosse von *Nerium oleander* beginnen meist mit decussierter Stellung und gehen mit dem Erstarken zur Dreizähligkeit über.

Nach GOEBEL (1928, S. 271) sind „bei Pflanzen mit decussierter Stellung besonders kräftige Sprosse oft mit dreizähligen Wirteln ausgestattet *(Weigelia, Forsythia)*". Vgl. auch SITTE (1957).

Von den trikotylen Sämlingen ist anzunehmen, daß sie einen ungewöhnlich starken Vegetationspunkt besitzen, wie er zwischen 3 statt zwischen 2 Kotyledonen aus räumlichen Gründen sich finden muß. Insofern könnte man sagen, daß die Zahl der Glieder im Laubblattquirl durch die Kotyledonen induziert wird.

Abb. 18. Lysimachia ciliata, Erneuerungssprosse an einem Sämling. Zahl der Wirtelglieder 4, 3 und 2

Eine Beziehung zwischen Kotyledonen und Laubblättern besteht recht allgemein darin, daß die beiden ersten Laubblätter gegen die Kotyledonen gewöhnlich gekreuzt sind (vgl. z. B. VAN ITERSON S. 279). Wenn die späteren Blätter zerstreut stehen, so finden wir die beiden ersten immer dann gegenständig und zu den Keimblättern decussiert, wenn sie schon an der Plumula des Embryo im Samen weit entwickelt sind. Es genügt an *Phaseolus vulgaris*, *Tropaeolum majus*, *Fagus silvatica*, *Linum usitatissimum* zu erinnern; andere Beispiele bei BISCHOFF (1830, S. 549), bei LUBBOCK (1892).

Zu *Linum* mag noch bemerkt werden, daß LINNÉ (Philos. botanica, 3. Aufl., S. 104) dem Samen 4 Kotyledonen, allerdings mit Fragezeichen, zuschreibt. Das erste Paar linealer Laubblätter steht hier bei Entwicklung in hellem Licht dicht über den breiten Kotyledonen, in schwachem rückt es etwas von den Keimblättern weg, und man möchte meinen, daß LINNÉ, anders als GOETHE, nicht den Keimungsvorgang beobachtet, sondern nur die schon ziemlich weit entwickelte Keimpflanze betrachtet hat (vgl. RENNER 1948, S. 110).

Durch Aufzucht der Nachkommen eines trikotylen und weiterhin 3-zählig beblätterten *Epilobium montanum* in zwei durch Selbstung gewonnenen Familien konnte die Häufigkeit der Trimerie nicht erhöht werden. Unsere Sippe von *E. montanum* hat also die Eigenschaft einer

„Halbrasse" in der Definition von DE VRIES (1903, S. 212ff.), nicht die einer „Mittelrasse", bei der die Häufigkeit der Anomalie durch Selektion bis zu einer gewissen Höhe gesteigert werden kann, ohne daß die volle Konstanz zu erreichen wäre. DE VRIES, der die Erscheinung der Trikotylie eingehend untersucht hat, erwähnt von *Epilobium* nur, daß er bei *E. hirsutum* in einer größeren Saat 2 Trikotyle gefunden hat, was unserer Erfahrung entspricht. Ob es bei *Epilobium* völlig konstant dikotyle Rassen gibt, denen die gelegentlich trikotyl vorkommenden als „Halbrassen" gegenüberstünden, ist fraglich; wahrscheinlich sind alle fähig, trikotyle Embryonen hervorzubringen, die wohl als Modifikation, unter der Einwirkung irgendwelcher innerer Faktoren auf kritische Entwicklungszustände, entstehen. Daß in anderen Fällen Trikotylie bei „Halbrassen" auftreten kann, hat DE VRIES (l. c., S. 212ff.) nachgewiesen, und STRAUB (1948) hat aus den Selektionsversuchen von DE VRIES und aus eigenen Erfahrungen an *Petunia* den Schluß gezogen, daß an der Hervorbringung der Trikotylie öfter ein Hauptgen und zwei Zusatzgene beteiligt sind, bei starker Abhängigkeit der Penetranz von der Ernährung. Bei einer trikotylen Rasse von *Antirrhinum majus* dagegen hat STRAUB (1948, S. 312) ein einziges Genpaar für den Unterschied dikotyl-trikotyl verantwortlich gefunden und ebenso für Pseudomonokotylie (1953).

Im Freien finden sich dreizählig beblätterte Exemplare von *Epilobium montanum* und *E. parviflorum* nach HAUSSKNECHT einzeln „unter der Art"; von lokal gehäuften Vorkommen solcher Formen berichten auch andere Autoren nicht. Wir wissen jetzt, daß solche Pflanzen aus trikotylen Embryonen oder aus trimer gewordenen Stocksprossen hervorgehen. Wegen ihrer Auffälligkeit gibt man ihnen besondere Namen (vgl. z. B. HEGI): *E. montanum* f. *verticillatum* Koch, *E. parviflorum* f. *trifoliatum* Haussknecht. Aber streng genommen haben sie in dem hierarchischen System species-subspecies-varietas-forma (vgl. SCHULZE 1950) keinen Platz, auch nicht jenseits von forma. Sie sind rein individuelle, vergängliche „Bildungsabweichungen", wie GAMS (1926/27) sie bei der Behandlung der Gattung *Lamium* nennt. Wenn man ihnen schon ein quasi-taxonomisches Etikett anhängen will, empfiehlt sich dafür am ehesten der z. B. von VOLLMANN (1919, S. 541) gebrauchte Ausdruck *lusus*, im Gegensatz zu den weißblütigen Sippen, die den Namen forma verdienen.

BOAS (1950), der in einer Population von *Lamium amplexicaule* ein 3-zählig beblättertes Individuum gefunden hat — von dem er keine Nachkommen erziehen konnte —, widerspricht GAMS und meint, es handle sich um „eine selbständige systematische Form", der er den Namen var. (sic) *ternatum* gibt. Damit löscht er den Unterschied zwischen erblicher Abweichung und Modifikation aus, den GAMS mehr als 20 Jahre früher durch seine Bezeichnung — unter Verzicht auf eine Benennung, weil die Taxonomie hier ihr Recht verloren hat — betonte.

Etwas anderes ist es wohl mit einer Form von *Epilobium parviflorum* von Hochaltingen, die an den Erneuerungssprossen erst decussierte, dann zerstreute, dann in 3-zähligen Quirlen angeordnete Blätter trug und in etwa 100 Stück beobachtet wurde. Hier liegt wohl eine Mutante vor, die wegen der wechselhaften Beblätterung den Namen f. *versabile* erhalten könnte. Ob es sich um einen Klon oder um Nachkommen aus Samen handelte, konnte nicht entschieden werden. Der Charakter ist wohl stark modifizierbar, denn später war die Anomalie am Standort nicht wieder zu finden, und aus Samen gingen fast nur normal beblätterte Pflanzen hervor.

Die Analyse der genetischen Grundlage der Trimerie bei *Epilobium trigonum* wird verlangsamt durch das Auftreten dreizähliger Sprosse erst im Jahr nach der Keimung, und sie wird erschwert durch den Umstand, daß schon bei *E. trigonum* selber, nicht nur bei den Artbastarden, nicht alle Erneuerungssprosse dreigliedrige Blattquirle bilden. Immerhin ist deutlich geworden, daß Trimerie über Dimerie dominiert und daß der Unterschied zwischen trimer und dimer sowohl nach dem Ausfall der Selbstungen der F_1 wie nach dem der Rückkreuzungen der F_1 mit dem recessiven Elter unifaktoriell bedingt ist, wie die Trikotylie bei *Antirrhinum* nach STRAUB.

Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse

Wie bei anderen Pflanzen, die in erwachsenem Zustand mehrgliedrige Blattquirle besitzen, ist bei *Epilobium trigonum* die (dikotyle) Sämlingspflanze immer kreuzgegenständig beblättert. Zur Drei-, selten Vierzähligkeit erheben sich erst die Erneuerungssprosse, die als Stockknospen aus den Achseln der verfallenen Kotyledonen und der untersten Laubblätter entspringen, und auch diese nicht immer.

Trikotyle Keimlinge sind bei *E. trigonum* (und *E. alsinifolium*, das auch nicht selten dreizählig beblättert ist) nicht häufiger als bei den anderen Arten. Im Anschluß an drei Keimblätter pflegen die Laubblattwirtel 3-gliedrig zu sein, aber Reduktion von der 3- zur 2-Zahl kommt sogar bei *E. trigonum* vor, ebenso wie bei den verticillaten Lysimachien. Die decussierte Beblätterung ist also ein recht fester Charakter der Jugendform.

Dreizähligkeit der Blattwirtel erhält sich bei *E. montanum* weder über Samen- noch über Erneuerungssprosse, ist also modifikativer Art. Von *E. parviflorum* dagegen wurde eine Form mit am Stengel wechselnder Blattstellung gefunden, die sich zum mindesten als Klon erhalten hat.

Auch abgesehen von der Blattstellung unterscheiden sich die Sämlings- von den Erneuerungspflanzen im Habitus bei *E. trigonum* stärker las bei den anderen Arten.

Sogar die Innovationssprosse von *E. trigonum* erzeugen zunächst gekreuzte Paare von Schuppenblättern, gehen aber noch im Zustand der gestauchten Knospe, ohne Einschaltung zerstreuter Niederblätter, zu 3-gliedrigen Quirlen über; je besser die Ernährung, desto zahlreicher die Triebe mit mehr als 2 Gliedern im Wirtel.

Die Kreuzung des *E. trigonum* gelang mit *E. alsinifolium*, *anagallidifolium*, *hirsutum*, *montanum*, *palustre*, *parviflorum*, *roseum*. Die meisten Bastarde sind sehr wenig fruchtbar. Reziprokenunterschiede in den F_1-Generationen waren, wenn überhaupt vorhanden, wenig ausgeprägt. Dagegen trat Verkümmerung der Blüten in den Folgegenerationen der Bastarde zwischen *E. trigonum* und *E. montanum* nur dann ein, wenn *E. trigonum* Mutter war; es handelt sich dabei um *ein* „plasmaempfindliches" Gen.

Der Unterschied zwischen der Kronblattfarbe einer weißblütigen Sippe von *E. montanum* einerseits und der roten Farbe des normalen *E. montanum* ebenso wie des *E. trigonum* andererseits beruht auf einem einzigen Allel, der zwischen *E. roseum* (weiß mit purpurnen Adern) und *E. trigonum* auf mehreren Genen.

In den Bastarden dominiert die Trimerie der Erneuerungssprosse des *E. trigonum* über die Dimerie der anderen Arten, und der Unterschied erweist sich als unifaktoriell bedingt.

Literatur

Barbey, W.: Epilobium genus a cl. Ch. Cuisin illustratum. Lausanne 1885. — Bischoff, G. W.: Handbuch der botanischen Terminologie und Systemkunde. Nürnberg 1830. — Boas, F.: Über Lamium amplexicaule. Ber. bayer. bot. Ges. **28**, 291 (1950). — Eschenbecher, F.: Über den Erbgang der Sepaloidie bei Epilobium. Z. Bot. **44**, 89—108 (1956). — Gams, H.: Labiatae 1926/27 in Hegi, Bd. 5, Teil 4. München o. J. — Geith, K.: Experimentell-systematische Untersuchungen in der Gattung Epilobium. Bot. Archiv **6**, 123—186 (1924). — Goebel, K.: Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., Teil 1. Jena 1928. — Blütenbildung und Sproßgestaltung. Jena 1931. — Haussknecht, C.: Monographie der Gattung Epilobium. Jena 1884. — Hegi, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Oenotheraceae in Bd. 5, Teil 2. München o. J. — Hülsbruch, W.: Beiträge zur Kenntnis der Gattung Dysophylla und einiger anderer Labiaten. Flora (Jena) **126**, 329—362 (1938). — Iterson, jr. G. van: Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen. Jena 1907. — Kowalewicz, Rose: Zur Kenntnis von Epilobium und Oenothera. 1. Über die Rhaphidenschläuche. 2. Über intergenerische Transplantation. Planta (Berl.) **47**, 501—509 (1956). — Lehmann, E., u. J. Schwemmle: Genetische Untersuchungen in der Gattung Epilobium. Biblioth. bot. H. **95** (1927). — Linné, C. v.: Philosophia botanica. Stockholm 1751; 3. Aufl. Berlin 1790, besorgt von C. R. Willdenow. — Lubbock, J.: Contributions to Our Knowledge of Seedlings. 2 Vol. London 1892. — Michaelis, P.: Über den Einfluß des Plasmons auf die Manifestation der Gene. Z. Vererbungslehre **77**, 548—567 (1939). — Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei Epilobium hirsutum. I. Die reziprok verschiedenen Bastarde der Epilobium-hirsutum-Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **78**, 187—222 (1940). — Untersuchungen an reziprok verschiedenen Artbastarden

bei Epilobium. I. Über die Bastarde verschiedener Sippen der Arten Epilobium hirsutum mit Epilobium parviflorum, resp. Epilobium montanum. Flora (Jena) 137, 1–23 (1943, Band datiert 1944). — RENNER, O.: Über die Modifizierbarkeit der Oenotheren. Biol. Zbl. 67, 52–60 (1948). — Goethes Verhältnis zur Pflanzenwelt, von Jena gesehen. In „Beiträge zum Goethe-Bild", S. 99–120. Jena 1948. — RENNER, O., u. W. KUPPER: Artkreuzungen in der Gattung Epilobium. Ber. dtsch. bot. Ges. 39, 201–206 (1921). — RUBNER, K.: Die bayerischen Epilobienarten, -bastarde und -formen. Denkschr. Kgl. bayer. bot. Ges. Regensburg 9, 110–262 (1908). — SCHULZE, G. M.: Internationaler Code der Botanischen Nomenklatur. Angenommen vom siebenten internat. bot. Kongr. Stockholm, Juli 1950. Deutsche Fassung, Berlin 1954. — SCHWEMMLE, J.: In LEHMANN und SCHWEMMLE. — STRAUB, J.: Zur Genetik der Trikotylie. Z. Vererbungslehre 82, 331–338 (1948). — Pseudomonokotyle Keimlinge bei Antirrhinum majus. Ber. dtsch. bot. Ges. 56, 312–320 (1953). — TISCHLER, G.: Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. s'Gravenhage 1950. — TROLL, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. 1, Teil 1. Berlin 1937. — Über den Infloreszenzbegriff und seine Anwendung auf die blühende Region krautiger Pflanzen. Abh. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz, Math-naturwiss. Kl. 1950, (377–415). — VEH, R. v.: Untersuchungen und Betrachtungen zum Blattstellungsproblem. Flora (Jena) 125, 83–154 (1931). — VOLLMANN, F.: Flora von Bayern. Stuttgart 1914. — VRIES, H. DE: Die Mutationstheorie, Bd. 2. Leipzig 1903.

Während der Drucklegung erschienen: SITTE, P.: Bildungsabweichungen an wirteligen Sprossen und ihre entwicklungsphysiologische und genetische Bedeutung. Österr. bot. Z. 104, 234–302 (1957).

Studienrat M. BRAUN, Domgymnasium Freising

Planta, Bd. 50, S. 177—210 (1957)

Aus dem Max-Planck-Institut für Biologie, Abt. MELCHERS, Tübingen

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS VERNALISATIONS-VERHALTEN EINER WINTERANNUELLEN RASSE VON ARABIDOPSIS THALIANA*

Von

KLAUS NAPP-ZINN

Mit 13 Textabbildungen

(Eingegangen am 1. Juli 1957)

An *Arabidopsis thaliana* (L.) HEYNH. hat als erster LAIBACH (1943a, b, 1951) Untersuchungen zur Physiologie der Blütenbildung durchgeführt. Wie bereits mehrfach hervorgehoben wurde, stellt diese Pflanze hierfür ein besonders günstiges Versuchsobjekt dar. Es erschien deshalb wünschenswert, über die knappe Angabe bei LAIBACH (1951, S. 200—204) hinaus genauere Daten über das Verhalten einer winterannuellen *Arabidopsis*-Rasse bei Vernalisation, Anti-, De- und Revernalisation zu erhalten (I. Teil).

Weiterhin galt es, die Ergebnisse dieser Versuche für die Aufklärung des Mechanismus des Vernalisationsprozesses nutzbar zu machen. Die bisherigen Deutungen des Vernalisationsvorganges (LANG und MELCHERS 1947, PURVIS und GREGORY 1952) sind nämlich nicht ganz frei von Widersprüchen: War der von allen genannten Autoren angenommene wärmeempfindliche Zwischenzustand im Verlauf einer mehrwöchigen Kältebehandlung erreicht worden, so sollte er durch einen mehrtägigen Aufenthalt bei mittleren Temperaturen (etwa 20° C) stabilisiert, d. h. in das stabile Endprodukt der Vernalisation überführt werden; war der Zwischenzustand hingegen bei 20° erreicht worden, so sollte er unter dem Einfluß der gleichen Temperatur zerstört werden. Im II. Teil wird daher versucht, unter Berücksichtigung der im I. Teil dargestellten Ergebnisse, vor allem der Anti- und Revernalisationsversuche, neue Vorstellungen über den Ablauf des Vernalisationsprozesses zu entwickeln, die zur Lösung dieses Problems beitragen könnten.

I. Vernalisation, Anti-, De- und Revernalisation

1. Vernalisation

a) Methode. Samen einer *Arabidopsis*-Pflanze der winterannuellen Rasse *Stockholm* (*St*) wurden in Schalen von 12 cm Durchmesser auf einer Mischung von Komposterde, Lauberde und Sand ausgesät, mit einer Glasplatte je Schale überdeckt, 24 Std lang bei reichlicher Wasserversorgung und 20° C gehalten und

* Teil einer von der Math.-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Tübingen angenommenen Habilitationsschrift.

anschließend 14, 28, 38, 58 oder 70 Tage lang in unbeleuchteten Kühlschränken bei —3,5 ± 0,5, —0,5 ± 0,5, +2 ± 0,5 oder +4 ± 1° C vernalisiert. Die Aussaaten wurden in der Weise vorgenommen, daß die Vernalisation aller Gruppen am 13. 2. 53 nachmittags endete. Der Inhalt der bei —3,5 und —0,5° aufbewahrten Schalen gefror; die bei +2 und +4° gehaltenen Samen keimten und entwickelten ein im Höchstfall (10 Wochen bei +4°) etwa 15 mm langes Hypocotyl (vgl. Tabelle 1), aber keine Blätter außer den Cotyledonen[1]. Während der Kältebehandlung wurde nicht gegossen.

Am 7. 2. 53 wurden Samen der gleichen Ausgangspflanze ebenfalls in Schalen ausgesät und in einer Dunkelkammer bei 20° und 90%iger Luftfeuchtigkeit zum Keimen gebracht. Diese Keimlinge erreichten bis zum 13. 2. eine Hypocotyllänge von etwa 14 mm und dienten später als Kontrolle für die bei +2 und +4° vernalisierten Pflanzen.

Tabelle 1. *Hypocotyllänge von Keimlingen der Arabidopsis-Rasse St bei Beendigung der Vernalisation am 13. 2. 53 in Beziehung zu Vernalisationsdauer und -temperatur*

Aussaatdatum	Vernalisationsdauer Tage	Vernalisationstemperatur Hypocotyllänge +2° mm	+4° mm
4. 12. 52	70	8	15
16. 12. 52	58	8	15
5. 1. 53	38	4	10
15. 1. 53	28	1	7
29. 1. 53	14	0	3

Am 13. 2. 53 nachmittags wurden alle bisherigen Aussaaten in eine Dauerlicht-Kammer mit einer Temperatur von 20,5 ± 1° C und 85%iger Luftfeuchtigkeit überführt und anfangs durch Eintauchen der Aussaatschalen in ein Wasserbad, später durch Berieselung mit einem Parfümzerstäuber feucht gehalten. — Gleichzeitig wurden Samen derselben Mutterpflanze und solche einer Pflanze der sommerannuellen *Arabidopsis*-Rasse *Limburg*$_5$ (*Li*$_5$) ausgesät und in die gleiche Klimakammer gebracht, wo sie zusammen mit den bei negativen Temperaturen vernalisierten keimten, für die sie als Kontrolle dienten. — Am 28. 2. wurden von jeder Versuchsgruppe 14 Keimlinge zu je 7 in zwei Aussaatschalen verpflanzt, und zwar jeweils eine in die Mitte und die übrigen in gleichen Abständen an die Peripherie der Schale. Als Substrat wurde wieder ein Gemisch von Komposterde, Lauberde und Sand benutzt. Die Pflanzen wurden von nun an täglich mit einer feinen Brause begossen. Zur Beleuchtung dienten je 20 40 W-Osram-HNG-Leuchtstofflampen pro m^2, die sich etwa 30 cm über den Blattrosetten befanden.

Als Kriterien des Vernalisationseffektes wurden gewertet:

1. die Zahl der Tage vom Ende der Vernalisation bis zum Sichtbarwerden der ersten Narbe an einer Pflanze (kurz als Blühalter bezeichnet)[2],
2. die Zahl der Rosettenblätter und
3. die Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse.

Die Feststellung der Blattzahlen stieß bei geringen Vernalisationsgraden insofern auf gewisse Schwierigkeiten, als die unteren Rosettenblätter im Lauf der Monate verwesten und die Rosetten von gestauchten Seitensprossen durchsetzt wurden, deren Blätter freilich meist von den Rosettenblättern der Hauptachse

[1] Nach PURVIS (1944) steht das verschieden starke Wachstum von Embryonen des Winterroggens während der Kältebehandlung in keiner Beziehung zum Vernalisationseffekt, so daß man auch in dem unterschiedlichen Wachstum der *Arabidopsis*-Keimlinge keine Fehlerquelle zu befürchten braucht.

[2] Die in vorliegender Arbeit wiedergegebenen Blühalter-Werte sind mit entsprechenden Angaben von LAIBACH und seiner Schule nicht unmittelbar vergleichbar, da diese von dem Sichtbarwerden von Blütenanlagen ausgehen. Von der Benutzung dieses Kriteriums wurde hier abgesehen, da bei der Suche nach Blütenanlagen vielfach jüngere Blätter hätten auseinandergebogen werden müssen.

morphologisch leicht zu unterscheiden waren. Die Blattzahlen einzelner Pflanzen sind daher mit einem gewissen Unsicherheitsfaktor (bei Blattzahlen um 40 etwa ± 2, um 70 etwa ± 5 und bei 100 etwa ± 10) behaftet. Aus diesem Grunde messen wir bei unseren Versuchsergebnissen dem Blühalter wesentlich größeres Gewicht bei; denn dieses konnte natürlich viel genauer ermittelt werden: Täglich zweimal wurden alle Pflanzen auf das Erscheinen der ersten Narbe durchgemustert. Für Pflanzen, bei denen sich dieses Ereignis z. B. am 1. 4. vormittags manifestierte, wurde ein Blühalter von 46,5 Tagen berechnet, bei dem Blühdatum 1. 4. nachmittags hingegen ein solches von 47 Tagen.

b) Ergebnisse. Der beste Vernalisationseffekt wurde mit einer 70tägigen Kältebehandlung bei $+2^0$ erzielt (Abb. 1 und 2a). Unglücklicherweise befand sich unter den 14 Pflanzen dieser Versuchsgruppe eine, deren erste Narbe erst am 6. 4. nachm. sichtbar wurde und deren Blattzahlen bis dahin auf 44 bzw. 52 angestiegen waren. Ohne diesen Abweicher betrugen das Blühalter bei dieser Gruppe 27,73 Tage und die Blattzahlen 14,15 und 17,85. Bei dieser Berechnung ist die Differenz gegenüber der sommerannuellen Kontrolle (Li_5: 27,16 Tage und 13,93 bzw. 17,79 Blätter; Abb. 2c) in keinem Fall gesichert. Die Differenzen zu den beiden nächstgünstigen Behandlungsweisen (70 Tage bei $+4^0$ [31,82 Tage, 16,9 bzw. 20,4 Blätter] und 58 Tage bei $+2^0$ [32,04 Tage, 17,0 bzw. 20,5 Blätter]) sind dagegen unter dieser Voraussetzung bezüglich des Blühalters und der Zahl der Rosettenblätter mit $P < 0{,}0027$ [1] gut gesichert. — Mit Einschluß des Abweichers betrugen die Mittelwerte bei 2^0/70 Tage: 29,48 Tage und 16,28 bzw. 20,28 Blätter. Die Differenzen gegenüber Li_5 und den Behandlungen 4^0/70 Tage und 2^0/58 Tage sind dann in keinem Fall gesichert [2].

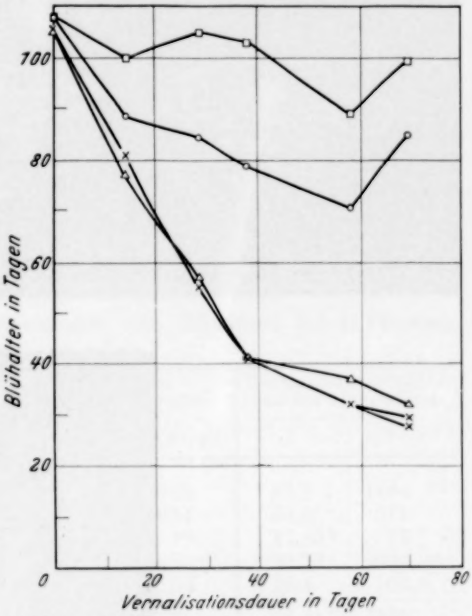
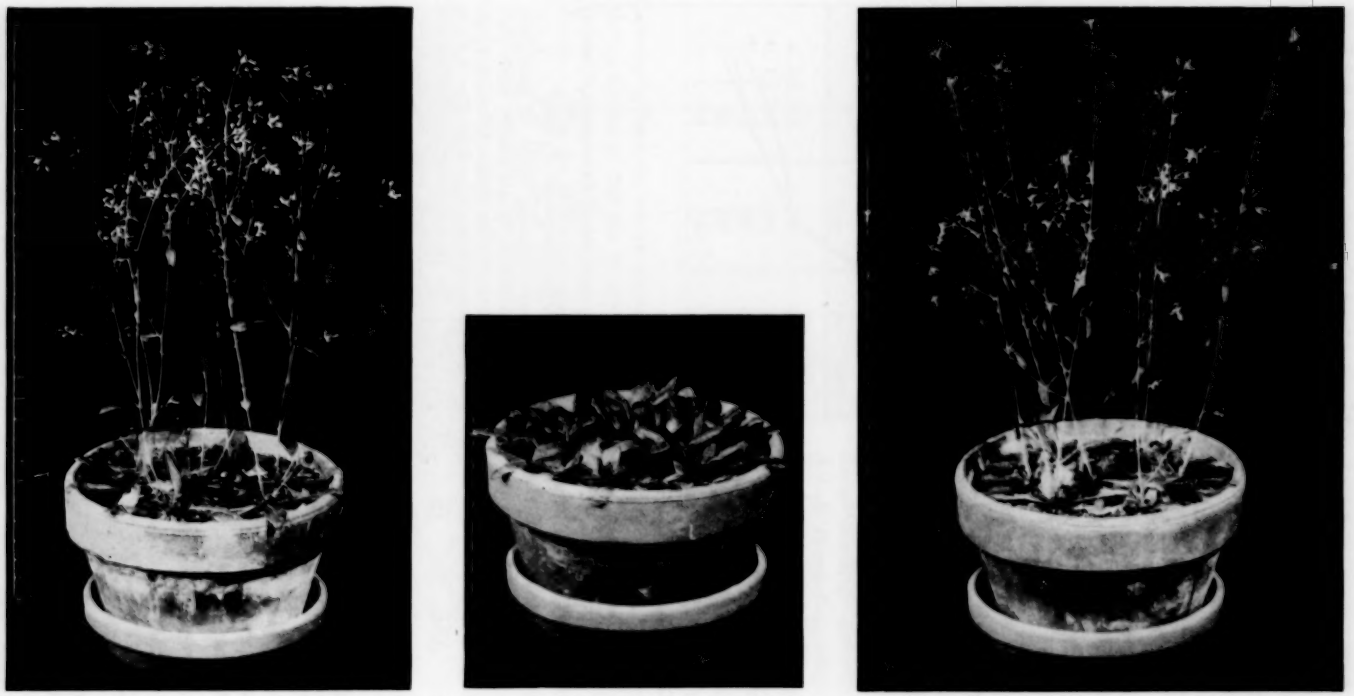


Abb. 1. *Arabidopsis thaliana*, Rasse *St.* Blühalter, vom Vernalisationsende ab gerechnet, nach Vernalisation von verschieden langer Dauer bei verschiedenen Temperaturen: □ —3,5°, ○ —0,5°, × +2°, △ +4° C. Wo zwei gleichartige Zeichen auf derselben Senkrechten liegen, zeigt das untere den ohne, das obere den unter Berücksichtigung von „Trotzern" ermittelten Wert an. Bezüglich der Kontrollen vgl. Text

[1] Ermittlung der P-Werte nach PÄTAU (1942, 1943).

[2] Abweicher mit verzögerter oder (seltener) beschleunigter Blütenbildung traten vereinzelt auch in anderen Gruppen auf, doch können wir ihnen hier keine weitere Beachtung schenken. Die durch sie bedingten „statistischen Nachteile" kommen in Tabelle 2 zum Ausdruck.



a b c

Abb. 2a—c. *Arabidopsis thaliana*, Rasse *St*. Entwicklungszustand der Pflanzen 36 Tage nach Abschluß verschiedener Vernalisationsbehandlungen: a 70 Tage bei +2°; b 70 Tage bei —3,5°; c eine sommerannuelle Kontrolle (Rasse Li_4), ausgesät bei Abschluß der Vernalisation der Samen bzw. Keimlinge der winterannuellen Rasse (der Maßstab gibt cm wieder)

Mit positiven Vernalisationstemperaturen wurden bei kürzerer Behandlungsdauer entsprechend geringere Effekte erzielt. Auch bei 58tägiger Kältebehandlung erwiesen sich $+2^0$ als wirksamste Temperatur vor $+4^0$ (P-Wert der Blühalter-Differenz 0,0008). Bei 38- und 28tägiger Vernalisationsdauer ergab sich kein merklicher Unterschied zwischen $+2$ und $+4^0$ (totales P in beiden Fällen $> 0{,}3$). Bei nur 14tägiger Kältebehandlung waren jedoch 4^0 merklich wirksamer als 2^0, wenn auch die Differenz kaum als gesichert gelten kann (totales $P = 0{,}0095$). Dieser Befund harmoniert mit Beobachtungen von Lang (1951) an zweijährigem *Hyoscyamus niger* und von Christa Goebel (unveröffentlicht) an Wintergetreiden: Stets steigt das Optimum der Vernalisationstemperatur mit abnehmender Behandlungsdauer geringfügig an.

Tabelle 2. *Blühalter (in Tagen, vom Abschluß der Vernalisation ab gerechnet), Zahl der Rosettenblätter und Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse bei der winterannuellen Rasse St in Abhängigkeit von Vernalisationsdauer und -temperatur sowie bei einer unvernalisierten sommerannuellen Kontrolle (Li_5)*

Summen der Quadrate der Abweichungen vom Mittelwert bei 14 Pflanzen je Versuchsgruppe, soweit nicht anders angegeben.

Vernalisations-		Blühalter		Zahl der Rosettenblätter		Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse	
Dauer	Temperatur	$\bar{x}$	$\Sigma(\bar{x}-x)^2$	$\bar{y}$	$\Sigma(\bar{y}-y)^2$	$\bar{z}$	$\Sigma(\bar{z}-z)^2$
70 d	$-3{,}5^0$	99,4	2507,25	70,1	1344	85,3	1464
	$-0{,}5^0$	84,75	1031,25	62,6	634	80,4	511
	$+2^0$ [1]	27,73 [3]	11,32	14,15 [3]	12	17,85 [3]	12
		29,48	558,25	16,28	838,86	20,28	1094,86
	$+4^0$	31,82	70,25	16,9	103	20,4	169,5
58 d	$-3{,}5^0$	89,1	371,5	64,7	1770	82,4	1625
	$-0{,}5^0$	70,6	3270	49,6	2774	62,5	3694
	$+2^0$	32,04	103,25	17,0	83	20,5	109,5
	$+4^0$	37,0	201,5	18,7	317	21,8	458
38 d	$-3{,}5^0$	102,9	1985,25	69,3	1504	84,2	1451
	$-0{,}5^0$	78,7	1319,25	66,9	1059	82,1	1947
	$+2^0$	41,0	2439,25	26,2	2819	31,2	4075
	$+4^0$	41,1	2175,5	24,7	4739	29,3	6320
28 d	$-3{,}5^0$	104,9	1425,5	84,4 [2]	731	101,1 [2]	1354
	$-0{,}5^0$	84,4	1698,75	61,0	998	77,7	1536
	$+2^0$	54,9	267,25	49,9	1191	58,8	1289
	$+4^0$	56,9	5685	48,7	2084	55,4	2764
14 d	$-3{,}5^0$	99,9	886	73,8	855	90,1	897
	$-0{,}5^0$	88,5	1116,75	67,75	1155	85,6	1500
	$+2^0$	80,8	342	61,4	1340	78,4	1374
	$+4^0$	76,9	666	57,4	790	73,5	1085
6 d	$+20^0$	105,0	741,5	74,5 [3]	1339,25	90,0 [3]	1602
0 d	—	107,8 [4]	2721,25	77,6 [5]	3286	92,9 [5]	3053
Li_5, 0 d	—	27,16	2,31	13,93	23	17,79	27

[1] Untere Zeile mit, obere ohne Abweicher. [2] Nur 12 Pflanzen ausgewertet. [3] Nur 13 Pflanzen ausgewertet. [4] 28 Pflanzen ausgewertet. [5] 24 Pflanzen ausgewertet.

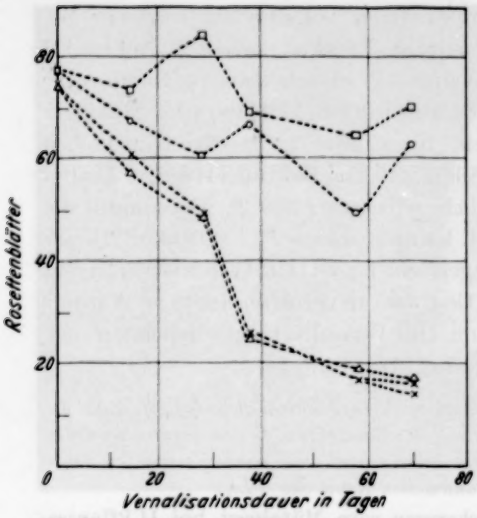


Abb. 3. *Arabidopsis thaliana*, Rasse *St.* Zahl der nach verschiedenen Vernalisationsbehandlungen gebildeten Rosettenblätter. Zeichen wie in Abb. 1

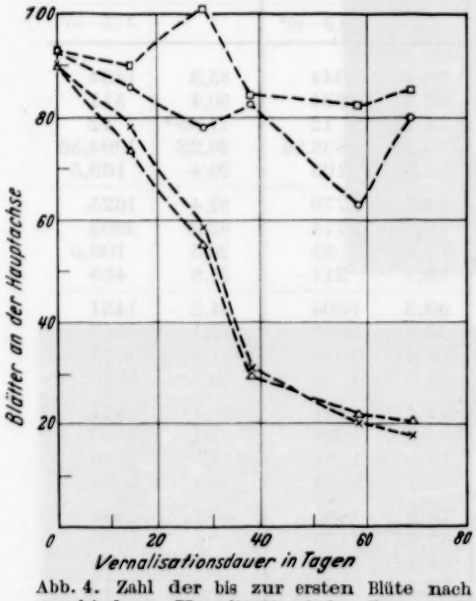


Abb. 4. Zahl der bis zur ersten Blüte nach verschiedenen Vernalisationsbehandlungen an der Hauptachse insgesamt gebildeten Blätter. Zeichen wie in Abb. 1

Von besonderem Interesse sind die mit negativen Temperaturen erzielten Resultate, die insgesamt HÄNSELs Befunde (1951) über die Vernalisationsmöglichkeit bei Wärmegraden unter 0° und die Unabhängigkeit der Vernalisation von der Keimung bestätigen. Auch hier (bei —3,5 und —0,5°) hat schon eine zweiwöchige Kältebehandlung einwandfrei vernalisierende Wirkung (bei —0,5°/14 Tage ist die Blühalter-Differenz gegenüber der Kontrolle mit $P \ll 0{,}0002$ gut gesichert). Bei beiden Temperaturen beträgt unter unseren Versuchsbedingungen die optimale Vernalisationsdauer 58 Tage; bei noch längerer Vernalisation stieg bei beiden das Blühalter wieder an, wie es ähnlich auch ZERLING und CEPIKOVA (1934) beobachtet hatten. Daß nach 28- bzw. 38tägiger Vernalisation mit —3,5° das Blühalter höher ist als nach 14tägiger, ist statistisch ungesichert. Den erhöhten Blattzahlen nach 28 Tagen bei —3,5° und bei —0,5° möchte ich in Anbetracht der Schwierigkeiten bei der Zählung (s. S. 179) keine besondere Bedeutung zuerkennen.

Im übrigen zeigen die Blattzahlen ungefähr die gleiche Abhängigkeit von Vernalisationsdauer und -temperatur wie das Blühalter. Daß der Kurvenverlauf für die ersten 4 Vernalisationswochen in Abb. 3 und 4 nicht so steil ist wie in Abb. 1, mag darauf beruhen, daß in höherem Alter (vom Ende der Vernalisation ab gerechnet)

die älteren Rosettenblätter schneller verwesen als neue am terminalen Vegetationspunkt gebildet werden, und daß die Blattproduktion in zunehmendem Maße von der Hauptachse an die Seitensprosse verlegt wird.

Alle weiteren Einzelheiten gehen aus Tabelle 2 und den Abb. 1, 3 und 4 hervor, zum Teil auch aus Abb. 2, die den Entwicklungsstand eines kleinen Teiles unserer Versuchspflanzen am 21. 3., 36 Tage nach Beendigung der Vernalisation, veranschaulicht.

In Abb. 5 ist das Blühalter, diesmal nicht vom Abschluß, sondern vom Beginn der Vernalisation ab gerechnet, in Abhängigkeit von der Vernalisationsdauer dargestellt. Wie aus dieser graphischen Darstellung hervorgeht, stellen 38 Tage bei +2 oder +4° die „ökonomischste" Vernalisationsbehandlung dar (Blüte durchschnittlich 80 Tage nach der Aussaat, 79 Tage nach Vernalisationsbeginn), was wichtig zu wissen ist, wenn es auf baldiges Blühen und frühzeitige Samenproduktion ankommt. Bei allen anderen Behandlungsdauern und -temperaturen verstreicht eine längere Zeitspanne zwischen Aussaat und Blüte. — Bei —0,5° ist nur eine 14tägige Vernalisation „ökonomisch" unter Zeitgesichtspunkten, und bei 3,5° wächst die Versuchsdauer von Anfang an mit steigender Dauer der Kältebehandlung.

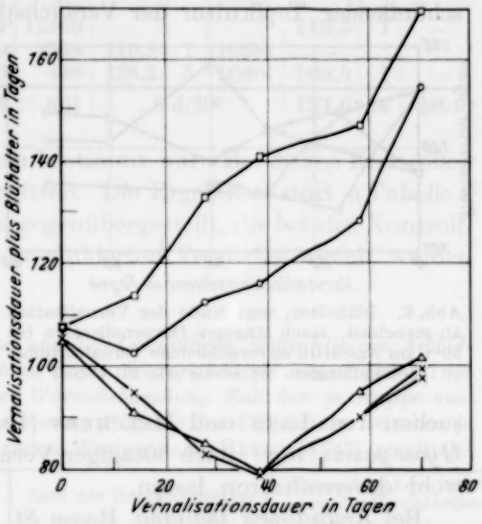


Abb. 5. Wie Abb. 1, jedoch Blühalter vom Beginn der Vernalisation ab gerechnet

2. Antivernalisation und Devernalisation in unmittelbarem Anschluß an die Vernalisation

a) Methode. Die Vorbehandlung der Pflanzen war zunächst im wesentlichen die gleiche wie die im Abschnitt I, 1 a geschilderte, nur mit dem Unterschied, daß die Vernalisation jeweils 2 Tage länger, also 16, 30, 40, 60 und 72 Tage, dauerte und erst am 15. 2. nachm. beendet wurde. Anschließend wurden die Samen bzw. die kleinen Keimlinge 5 Tage lang in einer Dunkelkammer bei 30° und 85%iger Luftfeuchtigkeit gehalten. Die bei negativen Temperaturen vernalisierten Samen keimten bei dieser Devernalisationsbehandlung, die sie im allgemeinen gut überstanden. Letzteres gilt auch für die am 7. und 13. 2. ausgesäten und bei 20° teilweise gekeimten Kontrollen (s. oben), die z. T. in gleicher Weise wärmebehandelt wurden. Die bei positiven Vernalisationstemperaturen, zumal bei 4°, gekeimten Pflänzchen dagegen veratmeten bei der Wärmebehandlung ein gut Teil ihrer Substanz und gingen vielfach zugrunde, besonders soweit es sich um Angehörige der frühen Aussaaten handelte.

Am 20. 2. wurden die Aussaatschalen mit den Keimlingen zu den im Abschnitt 1 besprochenen Pflanzen in die Klimakammern (20,5°, 85%ige Luftfeuchtigkeit) gestellt. Am 7. 3. wurden die Keimlinge pikiert. — Die Blühdaten wurden in der üblichen Weise protokolliert und das Blühalter wie vorher vom Abschluß der Kältebehandlung an gerechnet. Auf die Feststellung der durchweg sehr hohen Blattzahlen wurde verzichtet.

b) Ergebnisse. PURVIS und GREGORY (1952) hatten am Petkuser Winterroggen zeigen können, daß mit steigender Vernalisationsdauer die Wirkung einer Devernalisationsbehandlung stetig abnimmt und daß bei Anwendung der „russischen Vernalisationsmethode" und anschließender Topfkultur der Versuchspflanzen nach 6-, bei Feldkultur nach etwas über 8wöchiger Vernalisation der durch diese erzielte Effekt durch eine Wärmebehandlung (3 Tage bei 35°) nicht mehr rückgängig gemacht werden kann. Ebensowenig gelang es DUPÉRON (1951), 50 Tage lang bei +2° vernalisierte Wintergerste durch 6tägige Behandlung mit 32° zu devernalisieren. Andererseits hatte sich in Versuchen von LANG und MELCHERS (1947) eine zweijährige Rasse von *Hyoscyamus niger* nach 60tägiger Vernalisation bei +3—5° noch sehr wohl devernalisieren lassen.

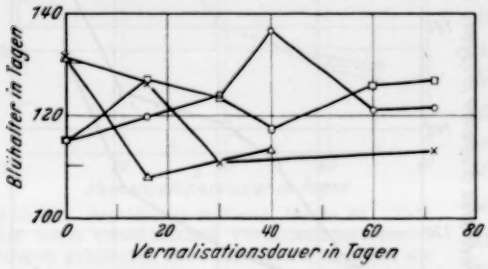


Abb. 6. Blühalter, vom Ende der Vernalisation ab gerechnet, nach 5tägiger Devernalisation bei 30° C im Anschluß an verschiedene Vernalisationsbehandlungen. Symbole wie in Abb. 1

Bei *Arabidopsis thaliana*, Rasse *St*, liegen ähnliche Verhältnisse vor wie bei zweijährigem *Hyoscyamus*: Nach bis zu 72tägiger Vernalisation bei —3,5, —0,5, +2 oder +4° wirkten 5 Tage bei 30° stets in gleicher Weise devernalisierend (Abb. 6). Das durchschnittliche Blühalter der einzelnen Gruppen läßt jedenfalls nicht auf die tatsächlich vorhandenen Unterschiede in Vernalisationsdauer und -temperatur schließen, und daß sich die meist geringen Blühalter-Differenzen im allgemeinen nicht statistisch sichern lassen, beruht nur zum Teil auf der in manchen Gruppen dieses Versuchs besonders hohen Streuung (Tabelle 3)[1].

Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang auch das Verhalten der beiden Kontrollen, die am 7. und 13. 2. ausgesät und bis zum Beginn der Wärmebehandlung am 15. 2. bei 20° im Dunkeln gehalten worden waren, von denen — ihres äußeren Entwicklungsgrades wegen — die erste (Hypocotyle am 15. 2. etwa 15 mm lang) zum Vergleich mit den bei positiven, die andere (am 15. 2. noch nicht gekeimt) zum Vergleich mit den bei negativen Temperaturen vernalisierten und anschließend

[1] Am größten war diese in der 16 Tage bei +2° vernalisierten Gruppe, in der die „schnellste" Pflanze nach 90,5, die „langsamste" nach 216 Tagen blühte.

Tabelle 3. *Blühalter (in Tagen, vom Beginn der Devernalisation ab gerechnet, $\bar{x}$) bei Pflanzen der winterannuellen Arabidopsis-Rasse St nach Vernalisation und anschließender 5tägiger Devernalisation bei 30°.* Mittelwerte und Summen der Quadrate der Abweichungen vom Mittelwert. n = Zahl der Versuchspflanzen

Vernalisationsdauer	Vernalisationstemperatur											
	−3,5°			−0,5°			+2°			+4°		
	$\bar{x}$	n	$\Sigma(\bar{x}-x)^2$	$\bar{x}$	n	$\Sigma(\bar{x}-x)^2$	$\bar{x}$	n	$\Sigma(\bar{x}-x)^2$	$\bar{x}$	n	$\Sigma(\bar{x}-x)^2$
72 d	127,0	14	1525	121,7	13	3057	113,3	4	1122			
60 d	126,0	14	1374	121,2	4	307						
40 d	117,4	14	466	136,6	14	12469				113,5	1	—
30 d	123,4	12	4405	124,0	10	2538	110,8	7	10284			
16 d	127,2	14	5111	119,7	6	446	126,3	5	10401	108,0	1	—
Kontrollen: 2 d/20°				115,2	14	861	8 d/20°			131,0	14	2404

devernalisierten Versuchspflanzen bestimmt war. Bei diesen Kontrollen wurden auch die Blattzahlen ermittelt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 4 zusammengefaßt und denjenigen gegenübergestellt, die bei den Kontrollpflanzen des im Abschnitt I, 1 geschilderten Versuches erzielt worden waren.

Tabelle 4. *Durchschnittliches Blühalter und durchschnittliche Blattzahlen von Arabidopsis-Pflanzen der winterannuellen Rasse St in Abhängigkeit von einer 2 oder 8 Tage nach der Aussaat beginnenden 5tägigen Wärmebehandlung.* Zahl der je Gruppe ausgewerteten Versuchspflanzen in Klammern. P-Werte der Differenzen zwischen je zwei neben- oder übereinanderstehenden Werten nach PÄTAU (1943) ermittelt[1]

	Blühalter (in Tagen, vom 13. 2. ab gerechnet)			Zahl der Rosettenblätter			Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse		
	Aussaat vom		P	Aussaat vom		P	Aussaat vom		P
	7. 2.	13. 2.		7. 2.	13. 2.		7. 2.	13. 2.	
Nicht wärmebehandelt	105,0 (14)	107,8 (28)	0,32	74,5 (13)	77,6 (24)	0,42	90,0 (13)	92,9 (24)	0,44
5 d/30° . .	133,0 (14)	117,2 (14)	0,001	84,5 (11)	71,3 (13)	0,0027	99,9 (11)	84,6 (13)	0,0038
P	$\ll$0,0002	0,004	—	0,035	0,1	—	0,08	0,025	—

Auch hier fällt vor allem wieder die blühhemmende Wirkung der Wärmebehandlung ins Auge: Bei der Aussaat vom 13. 2. beträgt die wärmebedingte Verzögerung des Blühbeginns 9,4, bei der Aussaat vom 7. 2. sogar 28,0 Tage (beide Differenzen sind gesichert)[2]. Trotzdem sind

[1] Die bei der Wiedergabe der P-Werte in der vorläufigen Mitteilung (NAPP-ZINN 1953) unterlaufenen Fehler sind hier berichtigt.

[2] Als erster scheint CHOUARD (1943) derartiges bei *Lactuca sativa* beobachtet zu haben. Er prägte hierfür den Terminus „Antivernalisation". Zu ähnlichen Ergebnissen kamen FRIEND (nach mündlicher Mitteilung von Herrn Prof. Dr. G. MELCHERS) bei Petkuser Winterroggen und DAVID (1954) bei trocken auf 100° erhitzten Gersten- und Roggencaryopsen.

die Blattzahlen bei den wärmebehandelten Pflanzen der Aussaat vom 13. 2. nicht — wie man annehmen sollte — gesteigert, sondern im Gegenteil gesenkt[1]. Bei den durch die Wärmebehandlung noch stärker blühgehemmten Pflanzen der Aussaat vom 7. 2. sind dagegen auch die Blattzahlen erhöht.

3. „Stabilisation" und Devernalisation

a) Methode. Die Pflanzen wurden zunächst in derselben Weise behandelt wie bei dem im Abschnitt I 2 wiedergegebenen Versuch mit dem alleinigen Unterschied, daß nur +2 und +4° als Vernalisationstemperaturen benutzt wurden. Auch hier fand die Vernalisation ihr Ende am 15. 2. nachm. Ihr folgte nun aber ein 7tägiger Aufenthalt der Keimlinge in der Lichtkammer bei 20,5° und 85%iger Luftfeuchtigkeit. Diese Behandlung sollte der eventuellen Stabilisierung der thermolabilen Zwischenstufe dienen, die auf Grund der Versuchsergebnisse von LANG und MELCHERS (1947), PURVIS und GREGORY (1952) u. a. anzunehmen war und die sich offenbar auch in unserem vorstehend wiedergegebenen Devernalisationsversuch manifestierte. Erst im Anschluß an diese Stabilisationsbehandlung, wie wir sie kurz nennen möchten, wurden die Keimlinge für 5 Tage bei 30° in die Dunkelkammer gebracht, wodurch festgestellt werden sollte, inwieweit auch jetzt noch eine Wärmebehandlung devernalisierende Wirkung haben würde. Vom 27. 2. nachm. ab standen auch diese Pflanzen wieder in der beleuchteten Klimakammer bei 20,5°. Viele von ihnen waren allerdings in der Hitze zugrunde gegangen. Die Überlebenden wurden am 14. 3. pikiert. Blühalter und Blattzahlen wurden in gewohnter Weise (vgl. Abschnitt I, 1a) ermittelt.

Tabelle 5. *Blühalter (in Tagen, vom Ende der Vernalisation ab gerechnet), Zahl der Rosettenblätter und Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse von Arabidopsis-Pflanzen der Rasse St nach Vernalisation, 7tägiger „Stabilisation" bei 20,5° und anschließender 5tägiger Wärmebehandlung (30°).* Mittelwerte und Summen der Quadrate der Abweichungen vom Mittelwert. n = Zahl der jeweils ausgewerteten (überlebenden) Versuchspflanzen

Vernalisations-		n	Blühalter		Zahl der Rosettenblätter		Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse	
Dauer	Temperatur		$\bar{x}$	$\Sigma(\bar{x}-x)^2$	$\bar{y}$	$\Sigma(\bar{y}-y)^2$	$\bar{z}$	$\Sigma(\bar{z}-z)^2$
60 d	+4° *	9	48,9	320	20,1	403	23,9	519
		11	70,8	28453	33,3	9199	38,3	10695
40 d	+2°	1	65,5	—	27	—	32	—
30 d	+2°	10	86,3	4336	59,6	1200	70,6	1600
	+4°	11	55,8	233	31,4	669	37,7	981
16 d	+2°	1	128	—	90	—	103	—
	+4°	2	92,8	226	87	98	99,5	113

* Untere Zeile mit, obere ohne Abweicher.

b) Ergebnisse. Die Ergebnisse dieses Versuchs gehen aus Tabelle 5 sowie aus den Abb. 7—9 hervor. Letztere haben den Vorzug größerer Anschaulichkeit; erstere enthält vor allem auch die für die statistische

[1] Ähnliche Fälle werden wir auch in den folgenden Abschnitten kennenlernen.

Sicherung wichtigen Daten. Aus beiden geht hervor, daß eine gewisse Stabilisation des durch die Kältebehandlung erzielten Zustandes nur bei längerer Vernalisationsdauer eintrat. Dennoch wurden gerade nach der günstigsten hier angewandten Behandlung (60 Tage bei $+4^0$ plus 7 Tage bei $20{,}5^0$) zwei von elf Pflanzen gänzlich devernalisiert (Blühalter 122 bzw. 216 Tage; die Blattzahlen waren bei der früher blühenden von beiden 85 und 96;

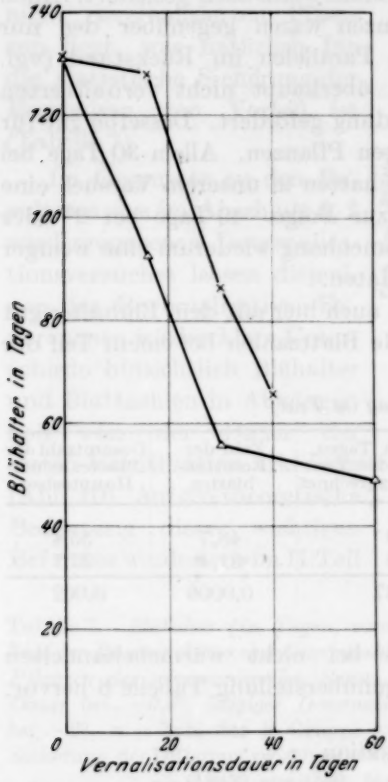


Abb. 7

Abb. 7. Blühalter, vom Ende der Vernalisation ab gerechnet, nach Kälte-, „Stabilisations"- und Wärmebehandlung. Ohne Trotzer. Zeichen wie in Abb. 1

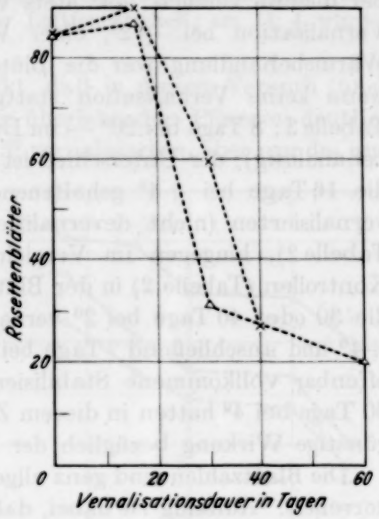


Abb. 8

Abb. 8. Zahl der Rosettenblätter nach Behandlung wie bei Abb. 7. Ohne Trotzer

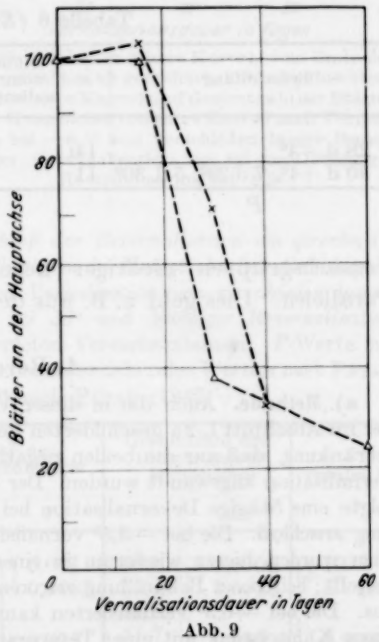


Abb. 9

Abb. 9. Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse nach Behandlung wie bei Abb. 7. Ohne Trotzer

bei der zuletzt blühenden Pflanze wurden sie geschätzt und in Tabelle 5 mit 100 bzw. 110 berücksichtigt). Im übrigen erwiesen sich bei diesem Versuch $+4^0$ stets vorteilhafter als $+2^0$. Nach 16tägiger Vernalisation bei $+2^0$, einer Woche bei $20{,}5^0$ und anschließender Wärmebehandlung war die Blütenbildung fast so sehr gehemmt, wie wenn keine Vernalisation stattgefunden hätte (vgl. 2. Kontrolle in Tabelle 3: 8 Tage bei 20^0 — im Dunkeln! — mit anschließender Wärmebehandlung); der Unterschied ist keinesfalls statistisch gesichert. Auch die 16 Tage bei $+4^0$ gehaltenen Pflanzen waren gegenüber den nur vernalisierten (nicht devernalisierten) Parallelen im Rückstand (vgl. Tabelle 2), hingegen im Vergleich zu überhaupt nicht vernalisierten Kontrollen (Tabelle 2) in der Blütenbildung gefördert. Dasselbe gilt für die 30 oder 40 Tage bei 2^0 vernalisierten Pflanzen. Allein 30 Tage bei $+4^0$ und anschließend 7 Tage bei $20{,}5^0$ hatten in unserem Versuch eine offenbar vollkommene Stabilisierung zur Folge. 40 Tage bei 2^0 oder 60 Tage bei 4^0 hatten in diesem Zusammenhang wiederum eine weniger günstige Wirkung bezüglich der Blühdaten.

Die Blattzahlen sind ganz allgemein auch hier mit dem Blühalter gut korreliert. Auffällig ist dabei, daß beide Blattzahlen bei einem Teil der

Tabelle 6 *(Erklärung im Text)*

Behandlung	*n*	Blühalter in Tagen, vom Ende der Vernalisation ab gerechnet	Zahl der Rosettenblätter	Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse
28 d $+4^0$	14	56,9	48,7	55,4
30 d $+4^0$, 7 d 20^0, 5 d 30^0	11	55,8	31,4	37,7
P		0,87	0,0006	0,002

Versuchsgruppen niedriger liegen als bei nicht wärmebehandelten Parallelen. Dies geht z. B. aus der Gegenüberstellung Tabelle 6 hervor.

4. Revernalisation

a) Methode. Auch die in dieser Versuchsgruppe benutzten Pflanzen wurden der im Abschnitt I, 2a geschilderten Behandlung unterworfen, jedoch mit der Einschränkung, daß nur die beiden negativen Temperaturen (—0,5 und —3,5° C) zur Vernalisation angewandt wurden. Der 16—72tägigen Vernalisation (bis zum 15. 2.) folgte eine 5tägige Devernalisation bei 30^0, der sich eine Revernalisationsbehandlung anschloß. Die bei —3,5° vernalisierten und in der Wärme gekeimten Pflänzchen wurden hierzu wiederum in einen Kühlschrank mit der Temperatur —3,5° gestellt; bei dieser Behandlung erfroren sie rasch und fielen daher für den Versuch aus. Die bei —0,5° vernalisierten kamen dagegen für 30 Tage (bis zum 22. 3.) in einen Kühlschrank mit einer Temperatur von $+2^0$, die ihnen keinen Schaden zufügte und zugleich das Wachstum in willkommener Weise hemmte. Die Kontrollen zu diesem Versuch wurden am 13. 2. nachm. in der gewohnten Weise ausgesät, dann bis zum 15. 2. nachm. in einer Dunkelkammer bei 20^0 und 90%iger Luft-

feuchtigkeit gehalten und anschließend ebenso wie die eigentlichen Versuchspflanzen wärme- und kältebehandelt. — Vom 22. 3. nachm. ab standen alle Pflanzen dieses Versuchs mit denen der drei zuvor besprochenen Versuchsgruppen in zwei Dauerlicht-Klimakammern bei 20,5° und 85%iger Luftfeuchtigkeit; am 11. 4. wurden sie pikiert.

b) Ergebnisse. Vorweg sei bemerkt, daß in diesem Versuch (nach Revernalisation bei +2°) die Rate der überlebenden Pflanzen deutlich über derjenigen der gleichfalls bei —0,5° vernalisierten, aber nur de- und nicht revernalisierten Pflanzen liegt, was natürlich für die statistische Sicherung der Ergebnisse von Vorteil ist (Tabelle 7).

Im Gegensatz zu den Resultaten des im Abschnitt I, 2 wiedergegebenen Devernalisationsversuches lassen diejenigen des Revernalisations-Experiments wieder klare Unterschiede hinsichtlich Blühalter und Blattzahlen in Abhängigkeit von der Dauer der ersten Vernalisation erkennen (Abb. 10). Auf die theoretische Bedeutung dieses wichtigen Befundes werden wir im II. Teil

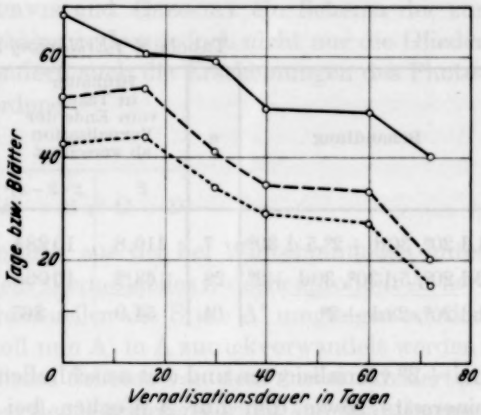


Abb. 10. Blühalter (obere Kurve), vom Ende der Revernalisation ab gerechnet, Zahl der Rosettenblätter (untere Kurve) und Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse (mittlere Kurve) nach Vernalisation bei —0,5° von verschieden langer Dauer, 5tägiger Devernalisation bei 30° und 30tägiger Revernalisation bei +2°

Tabelle 7. *Blühalter (in Tagen, vom Abschluß der Revernalisation an gerechnet), Zahl der Rosettenblätter und Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse bei Arabidopsis-Pflanzen der winterannuellen Rasse St nach Vernalisation von verschieden langer Dauer bei —0,5°, 5tägiger Devernalisation bei 30° und 30tägiger Revernalisation bei +2°.* n = Zahl der je Gruppe ausgewerteten Versuchspflanzen. P-Werte zur Sicherung der Differenz zwischen je zwei übereinanderstehenden Werten nach PÄTAU (1943) ermittelt, totales P nach PÄTAU (1942)[1]

Vernalisationsdauer	n	Blühalter	P	Zahl der Rosettenblätter	P	Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse	P	Totales P
72 d	14	40,5	0,003	15,4	0,001	20,6	0,0008	10^{-7}
60 d	14	49,3	<0,0002	27,6	0,0002	33,8	0,0018	$5 \cdot 10^{-9}$
40 d	14	50,0		29,4		34,9		
30 d	7	59,0	0,02	34,6	0,012	41,7	0,009	0,00015
16 d	7	60,6		44,4		54,1		
Kontrolle	28	68,2		43,0		52,3		

[1] Vgl. Anmerkung 1 zu Tabelle 4, S. 185.

eingehen. Eine Abweichung von den Ergebnissen des „Nur-Vernalisations-Versuches" (Abschnitt I, 1) besteht jedoch darin, daß hier bei einer (ersten!) Kältebehandlung von mehr als 60 Tagen *keine* Minderung des Vernalisationseffektes festzustellen ist. — Daß die Blattzahlen der Kontrolle unter denen der (beim erstenmal) 16 Tage vernalisierten Pflanzen liegen, ist ein ungesichertes Zufallsergebnis.

Bemerkenswert ist hier endlich noch die bedeutende Differenz der Kontrolle des Revernalisationsversuches gegenüber den gleichfalls 30 Tage

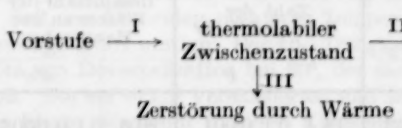
Tabelle 8 *(Erklärung im Text)*

Behandlung	n	Blühalter in Tagen, vom Ende der Vernalisation ab gerechnet		Zahl der Rosettenblätter		Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse	
		$\bar{x}$	$\Sigma(\bar{x}-x)^2$	$\bar{y}$	$\Sigma(\bar{y}-y)^2$	$\bar{z}$	$\Sigma(\bar{z}-z)^2$
1 d 20°, 30 d +2°,5 d 30°	7	110,8	10284				
2 d 20°, 5 d 30°, 30 d +2°	28	68,2	10064	43,0	6760	52,3	8961
1 d 20°, 28 d +2°	14	54,9	267	49,9	1191	58,8	1289

bei +2° vernalisierten und erst anschließend wärmebehandelten Pflanzen einerseits sowie den nur 4 Wochen bei +2° vernalisierten Pflanzen andererseits (vgl. Tabelle 8). Auch auf die Bedeutung dieses Befundes werden wir im II. Teil eingehen.

II. Zur Frage nach dem Mechanismus des Vernalisationsvorganges

Die für den Vernalisationseffekt maßgeblichen, in der Kälte ablaufenden physikalischen und chemischen Vorgänge sind noch vollständig unbekannt, wenn man von einigen Hinweisen absieht, wie dem O_2- und Wasserbedarf des Vernalisationsprozesses und der Tatsache, daß Zugabe von Saccharose bei der Vernalisation isolierter Winterroggen-Embryonen förderlich wirkt. Unsere Vorstellungen vom Ablauf dieser Reaktionen beschränken sich daher noch auf schematische Formulierungen, deren erste wir LANG und MELCHERS (1947) verdanken:



Auf Grund der Reversibilität des Kälteeffektes (bei bis zu 60 Tagen vernalisiertem zweijährigem *Hyoscyamus niger*) durch Wärme (z. B. 10 Tage bei 36—39° C) nahmen diese Autoren ein wärmeempfindliches Zwischenstadium des Vernalisationsvorganges an, das bei Winterannuellen und Zweijährigen in der Kälte und bei mittleren Temperaturen

(im Fall von *Hyoscyamus* z. B. bei 22—24°) in einen wärmebeständigen Endzustand (Vorgang II in vorstehendem Schema) überführt, in der Hitze oder — bei mittleren Temperaturen — durch Sauerstoffentzug in unmittelbarem Anschluß an die Kältebehandlung aber zerstört werde; bei Sommerannuellen dagegen soll der labile Zwischenzustand stabilisiert oder ausgeschaltet oder seine Zerstörung gehemmt werden. In Anbetracht früherer Befunde von GREGORY und PURVIS (1938b) wird für die Vorgänge I und II ein O_2-Bedürfnis angenommen.

1952 formulierten auch PURVIS und GREGORY ein Schema der zur Blütenbildung führenden Vorgänge, in dem jedoch nicht nur die Glieder des Vernalisationsprozesses, sondern auch die Erscheinungen des Photoperiodismus berücksichtigt werden:

$$\begin{array}{ccccccc} & & & & E & & \\ & & & & \uparrow & & \\ A & \rightleftharpoons & A' & \rightarrow & B & \rightleftharpoons & C \rightarrow D \end{array}$$

A bezeichnet hier eine Vorstufe, aus der bei Winterannuellen unter vernalisierenden Bedingungen ein thermolabiles Zwischenprodukt A′ hervorgeht, während bei Sommerannuellen die Stufe A′ umgangen werden soll. Bei der Devernalisation soll nun A′ in A zurückverwandelt werden; hierdurch unterscheidet sich dieses Schema von dem zuerst skizzierten, das ja durchaus offenläßt, ob bei der Wärmezerstörung aus dem thermolabilen Zwischenstadium wieder die Vorstufe hervorgeht oder nicht.

Was die übrigen Symbole des zweiten Schemas anlangt, so bezeichnet B das thermostabile Endprodukt der Vernalisation („Vernalin") und C eine aus diesem unter geeigneten photoperiodischen Bedingungen entstehende Substanz, aus der im Licht ein Blühhormon („Florigen") D gebildet werden soll. E bedeutet endlich ein unter ungünstigen photoperiodischen Bedingungen entstehendes Blattbildungshormon. Die Alternative zwischen den Vorgängen B → C und B → E ist nach Art eines Kippvorganges aufzufassen, der von den jeweiligen photoperiodischen Verhältnissen bestimmt wird.

Für unsere eigenen Überlegungen können wir C, D und E an dieser Stelle außer Betracht lassen, da wir eine scharfe experimentelle Trennung zwischen Licht- und Temperatureinflüssen auf die Blütenbildung für ratsam hielten, uns völlig auf die Untersuchung von Temperatureinflüssen beschränkten und unsere Versuchspflanzen im Dauerlicht durchweg einheitlichen Beleuchtungsbedingungen aussetzten[1]. Auf die für die Blattbildung maßgeblichen Prozesse werden wir jedoch in der Folge noch eingehen, zunächst aber vor allem auf die drei ersten Glieder

[1] Über Vernalisationsversuche mit *Arabidopsis*-Pflanzen, die nach der Kältebehandlung bei geringerer Lichtintensität aufwuchsen, wird an anderer Stelle berichtet (NAPP-ZINN 1957a).

der Formulierung von PURVIS und GREGORY, die offensichtlich dem Schema von LANG und MELCHERS weitgehend entsprechen (vgl. MELCHERS 1952).

Zwischen den beiden Deutungen bestehen aber auch einige Unterschiede, auf die z. T. bereits hingewiesen wurde, und zwar hinsichtlich des durch die Devernalisation herbeigeführten Zustandes sowie bezüglich der Rolle, die der labile Zwischenzustand bei den Sommerannuellen spielt. Wir werden daher versuchen, auf Grund unserer im I. Teil wiedergegebenen Versuchsergebnisse sowie der Literatur eine Entscheidung zwischen den in Rede stehenden Hypothesen zu treffen und weiterhin prüfen, inwieweit diese letzteren für die Interpretation unserer Befunde ausreichen. Darüber hinaus werden wir die in einer vorläufigen Mitteilung (NAPP-ZINN 1953) vor Veröffentlichung des vollständigen Ergebnismaterials aus einem Teil desselben gezogenen Folgerungen nunmehr ergänzen, begründen und diskutieren.

1. Die Stufen des Vernalisationsprozesses

a) Die Vorstufe, die erste thermolabile Zwischenstufe und ihr Wärmezerstörungsprodukt. Die im linken Drittel der Tabelle 4 dargestellten Ergebnisse einer 2 bzw. 8 Tage nach der Aussaat beginnenden 5tägigen Wärmebehandlung scheinen uns dafür zu sprechen, daß nicht nur in der Kälte, sondern auch bei 20° eine thermostabile Vorstufe in eine thermolabile Zwischenstufe überführt wird, die mindestens bis zum 8. Tage eine Anreicherung erfährt und bei der Wärmebehandlung nicht in die Vorstufe zurückverwandelt, sondern in ein anderes Produkt überführt wird. Die Vorstufe möchten wir in Anlehnung an PURVIS und GREGORY mit A, die thermolabile Zwischenstufe mit A_1 und das Produkt der Wärmebehandlung mit X bezeichnen.

$$\begin{array}{l} A \rightarrow A_1 \ldots \\ \qquad \downarrow (30^0) \\ \qquad X \end{array}$$

Daß die Vorstufe A wärmebeständig ist, dürfte daraus hervorgehen, daß die Hemmung der Blütenbildung nach Wärmebehandlung in dem gleichen Maße zunimmt, wie der Vorrat an A (infolge Umwandlung in A_1) abnimmt. Umgekehrt läßt sich natürlich auch die Thermolabilität von A_1 damit belegen, daß die Blühreife in demselben Grade schwindet, wie A_1 im Laufe der Zeit angereichert wird, bevor es der Wärmebehandlung zum Opfer fällt.

Wäre nun X mit A identisch (wie es nach PURVIS und GREGORY 1952 anzunehmen wäre), so dürfte infolge der Wärmebehandlung das Blühalter im Höchstfall um die Dauer der Wärmebehandlung, vermehrt um die von der Aussaat bis zu deren Beginn verstrichene Zeit, erhöht sein,

also im Falle der Aussaat vom 13. 2. um 7 und im Falle der Aussaat vom 7. 2. um 13 Tage (bis zum Ende der Wärmebehandlung am 20. 2. gerechnet). Tatsächlich aber beträgt die Verzögerung der Blütenbildung im Vergleich zu gleichaltrigen, nicht wärmebehandelten Kontrollen im einen Falle 9,4, im anderen 28,0 Tage. Verringert man diese empirischen Differenzen um die erwarteten, also auf 2,4 bzw. 15,0 Tage, so liegt P im zweiten Falle bei 0,0014, womit die Abweichung von der Erwartung als gesichert gelten kann. Der Teilprozeß $A \rightarrow A_1$ ist demnach bei *Arabidopsis* irreversibel.

In die gleiche Richtung weisen auch die Blühdaten in den beiden unteren Zeilen der Tabelle 8. Hier schiebt eine der Vernalisation vorausgehende 5tägige Wärmebehandlung das Blühen um rund 14 Tage hinaus, woraus geschlossen werden kann, daß auch bei dieser Versuchsanordnung ein wärmeempfindlicher Stoff zerstört wird. Die Verzögerung der Blütenbildung wäre demnach auf den Mangel an diesem Stoff — A_1 — zurückzuführen.

Es liegt nun aber der Einwand nahe, die Verzögerung der Blütenbildung habe u. U. gar nichts mit der Zerstörung irgendeiner Art Blühhormonvorstufe zu tun, sondern sei ganz einfach auf die allgemeine Schädigung der betreffenden Pflanzen zurückzuführen, die ja gezwungen gewesen seien, ein gut Teil ihrer Substanz zunächst 2 bzw. 8 Tage lang bei 20° und dann 5 Tage lang bei 30° — stets im Dunkeln — zu veratmen, ohne daß der Verlust durch Assimilation auch nur teilweise habe wettgemacht werden können.

So plausibel dieser Einwand auf den ersten Blick erscheint, so ist ihm doch entgegenzuhalten, daß ja nicht nur das Blühalter, sondern auch die Blattzahlen zur Charakterisierung des Blühreifegrades benutzt werden können (vgl. z. B. Gregory und Purvis 1938a für Roggen und Härer 1950 für *Arabidopsis*). Diese weisen nun im Falle der Aussaat vom 7. 2. völlig in die gleiche Richtung wie die Blühdaten, indem sie parallel mit diesen ansteigen[1]. Es bleibt daher bei unserer Annahme, daß aus der thermostabilen Vorstufe A eine thermolabile Zwischenstufe (A_1) hervorgeht, die durch Wärmebehandlung in ein anderes Produkt (X) verwandelt werden kann, welches von der Vorstufe A verschieden ist. Es besteht kein Anlaß zu der Vermutung, daß X im Rahmen der zur Blütenbildung führenden Prozesse Verwendung findet.

b) Die thermostabile und die zweite thermolabile Zwischenstufe. Wie Tabelle 3 ausweist, wurde bei keiner der von uns angewandten Vernalisationsbehandlungen (16—72 Tage bei —3,5 bis +4° C) das thermostabile Endstadium der Vernalisation (B) erreicht: Im Anschluß an jede dieser Behandlungen bewirkte Wärmeeinfluß (5 Tage bei 30°) vollständige

[1] Daß sich die Aussaat vom 13. 2. hinsichtlich der Blattzahlen anders verhält, wird uns später (S. 197) noch beschäftigen.

Devernalisation[1]. Es ist daher anzunehmen, daß bei allen benutzten Vernalisationsmethoden nur eine thermolabile Stufe erreicht wurde, die wir in Übereinstimmung mit PURVIS und GREGORY (1952) als A′ bezeichnen wollen.

Während nun die Wirkung der Devernalisationsbehandlung in allen Versuchsgruppen recht einheitlich war — die Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen sind nicht statistisch gesichert und lassen keinesfalls eine bestimmte Tendenz, etwa in Abhängigkeit von der Vernalisationsdauer, erkennen —, so stehen im Revernalisationsversuch (Tabelle 7) die Werte für das Blühalter in deutlicher Korrelation mit der Dauer der *ersten* Vernalisation der betreffenden Pflanzen.

Dieser Befund läßt darauf schließen, daß der zweiten thermolabilen Stufe (A′) eine thermostabile Stufe vorausgeht, die bisher offenbar unbekannt war; sie soll durch A_2 symbolisiert werden[2]. Da beim Devernalisationsversuch (Tabelle 3) nichts auf das Vorhandensein dieser thermostabilen Stufe A_2 hinzuweisen scheint, ist es denkbar, daß A_2 beim Aufenthalt der devernalisierten Pflanzen bei 20° in irgendeiner Form bei den nunmehr zur Blütenbildung führenden Prozessen umgangen und daher sozusagen liegengelassen wird, und daß deshalb bei 20° noch ein anderer Weg von A_1 oder gar von A aus nach B führt als der in der Kälte beschrittene Weg über A_2 und A′.

$$\overset{20^0}{\nearrow\!\!\searrow} \qquad \ldots A_1 \longrightarrow A_2 \longrightarrow A' \longrightarrow B$$

Durch diese Annahme zweier verschiedener Wege wird auch das eingangs (S. 177) geschilderte Dilemma der bisherigen Vernalisationshypothesen behoben. Auf andere Interpretationsmöglichkeiten werden wir weiter unten (S. 205) eingehen.

[1] Hierin unterscheidet sich *Arabidopsis* deutlich vom Winterroggen; denn bei diesem manifestiert sich die Dauer der vorausgehenden Vernalisation durchaus auch noch nach einer Wärmebehandlung (PURVIS und GREGORY 1952).

[2] Anknüpfend an die vorläufige Mitteilung dieses Ergebnisses (NAPP-ZINN 1953) kam inzwischen ZENKER (1955) auf Grund ihrer Versuche an der spät-sommerannuellen Rasse *Gr* zu dem Schluß, daß auch hier während der Vernalisation zunächst ein (bei 30° C) thermostabiles *Zwischen*produkt gebildet werde, das die Devernalisation überdauern und für das geringere Blühalter revernalisierter Pflanzen im Vergleich zu solchen verantwortlich sein soll, die nur *eine* Vernalisationsbehandlung (von der Dauer der Revernalisation der anderen Pflanzen) erhalten hatten. Dieser Schluß erscheint aber insofern nicht zwingend, als bei *Gr* (im Gegensatz zu unserer Rasse *St*) eine vollständige Devernalisation nicht möglich war. Das Ergebnis der Revernalisation bei *Gr* läßt sich daher auch mit der Anhäufung einer gewissen Menge des thermostabilen *End*produkts (B) bis zum Abschluß der ersten Vernalisation hinreichend erklären. — Über die genetischen Aspekte des Unterschiedes im Devernalisationsverhalten zwischen *Gr* und *St* wird an anderer Stelle zu sprechen sein (NAPP-ZINN 1957b).

Eine solche Vermehrung der Symbole für die ihrer Natur nach ohnehin noch unbekannten Teilprozesse und Zwischenstufen der Vernalisation erscheint aber nicht ohne weiteres befriedigend; man wird daher etwa fragen, ob nicht A′ mit A_1 oder A_2 mit A oder B identisch sein könne und ob es notwendig sei, für zwei Temperaturbereiche zwei verschiedene Abläufe des der Blütenbildung vorausgehenden physikalischen und bzw. oder chemischen Geschehens anzunehmen. Zunächst sei im Hinblick auf die Identitätsfragen folgendes bemerkt:

Die Identität von A′ mit A_1 ist nicht wahrscheinlich, da A_1 offenbar aus einer Substanz hervorgeht, die mit zunehmender Behandlungsdauer (bei 20°) *abnimmt* (s. S. 192), während der Stufe A′ anscheinend eine solche vorausgeht, die mit zunehmender Vernalisationsdauer *angereichert* wird. Das Vorhandensein der Stufe A_2 ist demnach zunächst einmal *das* Gegenargument gegen die Behauptung einer Identität der beiden thermolabilen Stufen.

Wie steht es nun mit der Unterscheidung zwischen A und A_2? Auch hier gilt das soeben Gesagte über die zeitabhängige Verminderung von A und Vermehrung von A_2. Mit B kann A_2 ebensowenig übereinstimmen, da die Wärmebehandlung keine devernalisierende Wirkung mehr hat, sobald das thermostabile Endstadium B erreicht ist. A_2 kann darum noch nicht die Endstufe sein; denn nach Erreichung des Stadiums A_2 kann der Kälteeffekt sehr wohl noch durch Wärme rückgängig gemacht werden.

Was endlich den „Umweg" bei 20° anlangt, so findet auch dieser in der Existenz von A_2 seine beste Stütze, und zwar insofern, als sich die mit zunehmender Vernalisationsdauer erfolgte Anreicherung von A_2 nur nach Revernalisation im Anschluß an die Devernalisation in den Blühdaten manifestiert, nicht aber wenn nach der Devernalisation 20° geboten werden.

c) Das Wärmezerstörungsprodukt der thermolabilen „Vorschluß"-Stufe und das thermostabile Endstadium. Die Tatsache, daß auch noch nach 72tägiger Kältebehandlung Devernalisation möglich ist, läßt die Annahme zu, daß — je nach der sich an die Vernalisation anschließenden Temperatur — zwei verschiedene Prozesse an die zuletzt erreichte Stufe A′ anknüpfen können: einer, der unter devernalisierenden Bedingungen zu einem Wärmezerstörungsprodukt Y führt, und ein anderer, der bei niedrigen und mittleren Temperaturen die Bildung der stabilen Endstufe B zur Folge hat.

$$\begin{array}{l} \ldots A' \rightarrow B \\ \quad\downarrow \\ \quad Y \end{array}$$

Bezüglich Y läßt sich nicht ohne weiteres sagen, ob dieses mit X, dem Wärmezerstörungsprodukt von A_1, identisch ist oder nicht. Sicher scheint nur, daß Y ebensowenig wie X bei den nunmehr zur Blütenbildung führenden Vorgängen Verwendung findet.

Die thermostabile Endstufe B trat in unseren Versuchen nur an einer einzigen Stelle in Erscheinung, und zwar nach 30tägiger Vernalisation bei +4° und anschließender einwöchiger „Stabilisation" bei 20°. Im Anschluß an eine solche Behandlung blieb eine 5tägige Wärmeeinwirkung insoweit wirkungslos, als sie die Blütenbildung nicht mehr verzögern konnte (Tabelle 6). Wohl aber hatte sie Einfluß auf die Blattbildung, der wir uns nunmehr zuwenden.

2. Blühalter und Blattbildung

Wie bereits erwähnt, gilt auch die Blattzahl als ein Kriterium für den Vernalisationseffekt. Es lag daher nahe, in diesem Zusammenhang einerseits die Korrelation zwischen Blühdaten und Blattzahlen sowie zwischen den Blattzahlen untereinander zu untersuchen und andererseits den Wirkungen der Devernalisation auf die Blattbildung nachzugehen.

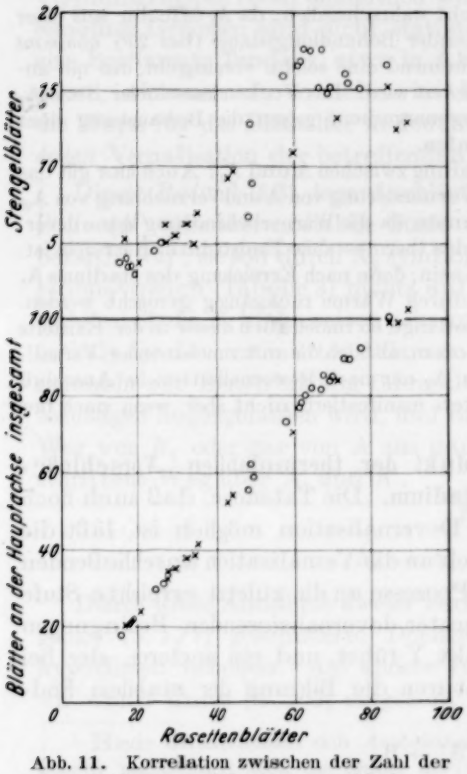


Abb. 11. Korrelation zwischen der Zahl der Rosettenblätter und der Gesamtzahl der an der Hauptachse gebildeten Blätter (unten) bzw. der Zahl der Stengelblätter (oben). × = Wärmebehandelte Versuchsgruppen, ○ = nicht wärmebehandelte Gruppen

a) Korrelation der Blattzahlen untereinander. Unsere Zählungen bezogen sich auf die Anzahl der Rosettenblätter und die der Stengelblätter; die Summe beider ging als „Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse" in unsere Tabellen ein. In Abb. 11 sind nun die Zahl der Stengelblätter (oben) und die Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse (unten) in Abhängigkeit von der Zahl der Rosettenblätter dargestellt. Wie nicht anders zu erwarten, besteht eine vorzügliche Korrelation, die sich bei den höheren Blattzahlen etwas verschlechtert, was zum Teil mit der ungenauen Feststellung der Rosettenblattzahlen zusammenhängen mag (vgl. S. 179)[1], zum anderen Teil auch mit der Tatsache, daß die Zahl der Stengelblätter relativ stark variiert und die untersten Stengelinternodien oft nur 1 mm oder weniger lang sind, so daß eine Grenze zur Rosette nicht immer leicht zu ziehen ist. — Bemerkenswert ist hier, daß sich die Werte für wärmebehandelte und nichtwärmebehandelte Pflanzengruppen unterschiedslos ein und derselben Kurve einordnen.

b) Vernalisation, Devernalisation und Blattbildung. Daß unter günstigen Vernalisationsbedingungen die Blattzahl in der gleichen Weise herabgesetzt wird wie das Blühalter, wurde schon zu oft hervorgehoben, als

[1] Bei der oberen Darstellung in Abb. 11 ist zu beachten, daß der Maßstab für die Zahl der Stengelblätter viermal so groß ist wie derjenige für die übrigen Figuren in Abb. 11 und 12.

daß wir hier noch einmal darauf eingehen wollten. Wie aber verhält es sich nun bei der Devernalisation? Der Befund, daß bei der Zerstörung der Vernalisationszwischenstufen A_1 und A′ durch Wärme nicht nur die Zeit bis zur Blüte verlängert, sondern im allgemeinen auch die Blattzahl gesteigert wird, hätte zunächst die Annahme nahelegen können, daß die (hypothetischen) Devernalisationsprodukte X und Y etwas mit der Blattbildung zu tun hätten und sich daher in ähnlicher Weise an die zur Blütenbildung führenden Vorgänge anschließen könnten wie das Produkt E in dem Schema von PURVIS und GREGORY (vgl. S. 191).

Nun bewirkt aber Wärmebehandlung durchaus nicht immer eine Steigerung der Blattzahl, wie das in Tabelle 4 zusammengefaßte Versuchsergebnis zeigt: Bei den wärmebehandelten Pflanzen der Aussaat vom 13. 2. war die Blütenbildung im Vergleich zu den nicht wärmebehandelten durchschnittlich um 9,4 Tage verzögert, die Zahl der Rosettenblätter dagegen um 6,3 und die der Stengelblätter um 2,0 gesenkt. Bei der Aussaat vom 7. 2. blühten die vom 8. Tage ab wärmebehandelten Pflanzen durchschnittlich 28,0 Tage später, hatten aber auch 10,0 Rosettenblätter mehr als die entsprechenden Kontrollen. Es erschien daher schwer erklärlich, wieso etwa das Wärmebehandlungsprodukt X die Blattbildung im einen Falle hätte hemmen, im anderen dagegen hätte fördern sollen. Ein solcher Zusammenhang zwischen Vernalisation, Devernalisation und Blattbildung ist daher wenig wahrscheinlich.

Des weiteren sei an dieser Stelle auf den in Tabelle 6 dargestellten Befund hingewiesen. Da das Stadium B hier offenbar schon erreicht war, hatte die Wärmebehandlung hier keinen devernalisierenden Effekt. Die Blütenbildung trat in beiden Versuchsgruppen nach rund 56 Tagen (vom Ende der Vernalisation ab gerechnet) ein; die Zahl der Rosettenblätter betrug jedoch nur 31,4 bei den wärmebehandelten Pflanzen gegenüber 48,7 bei der Kontrolle.

Diese Feststellungen gaben Anlaß, die Beziehungen zwischen Blattzahl und Blühalter in möglichst weitem Rahmen zu verfolgen (Abb. 12). Dabei stellte sich heraus, daß die Blattzahlen der wärmebehandelten Pflanzen durchweg um 10—20 niedriger liegen als bei den nicht wärmebehandelten gleichen Blühalters, ganz unabhängig davon, ob die Wärmebehandlung kurz nach der Aussaat der Samen, in unmittelbarem Anschluß an die Vernalisation oder nach einer einwöchigen „Stabilisation" der Vernalisationswirkung bei 20° stattgefunden hatte, unabhängig auch davon, ob der Wärmebehandlung eine Kältebehandlung (Revernalisation) folgte oder nicht[1].

Im Hinblick auf unsere Erörterungen S. 192—195 bedeutet dies, daß mindestens vom Stadium A_1 an bis über das Stadium B hinaus ein wärmeempfindlicher Blattbildungsfaktor anzunehmen ist. Da bei einer 30°-Behandlung, noch dazu im Dunkeln, ein gut Teil des für die Blatt-

[1] Bei den höchsten Blattzahlen nähert sich in Abb. 12 jeweils die untere Kurve der oberen an, da bei *Arabidopsis* der Vegetationspunkt der Hauptachse in höherem Alter (etwa nach 3—5 Monaten) seine Tätigkeit allmählich einstellt, und die Bildung weiterer Blätter dann an den zunächst gleichfalls noch rosettenförmigen Achselsprossen erfolgt.

bildung geeigneten organischen Materials (Kohlenhydrate, Eiweißstoffe) dissimiliert wird, möchten wir für die Verminderung der Blattzahl wärmebehandelter *Arabidopsis*-Pflanzen gegenüber unbehandelten Pflanzen gleichen Blühalters vor allem trophische Faktoren verantwortlich machen, auf die auch der bekannte Einfluß des Bodens auf die Blattzahl hinweist. Wir sehen daher in der Blattzahl eine Funktion der bis zur Blütenbildung

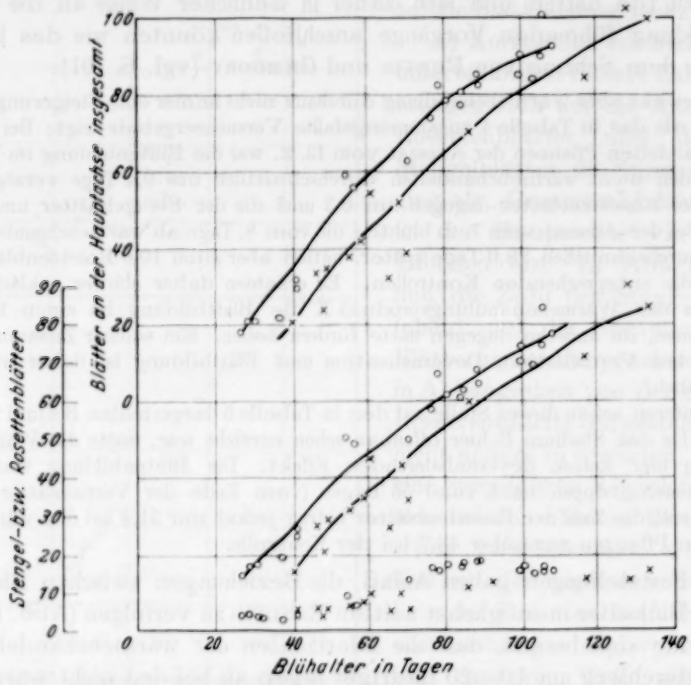


Abb. 12. Korrelation von Blühalter und Zahl der Stengelblätter (unten), der Rosettenblätter (Mitte) und der an der Hauptachse insgesamt gebildeten Blätter (oben). × Wärmebehandelte Versuchsgruppen, ○ Nicht wärmebehandelte Gruppen

verstreichenden Zeit und der in dieser Zeit herrschenden trophischen Verhältnisse im weitesten Sinne (NAPP-ZINN 1954b).

Daß diese Folgerungen aber nun keineswegs auf die eigentlichen Vernalisationsvorgänge anzuwenden sind (wie man versucht sein könnte anzunehmen), lehren die beiden oberen Zeilen der Tabelle 8. Die Dauer der verschiedenen Temperaturbehandlungen (bei 2, 20 und 30°) war bei den zwei betreffenden Pflanzengruppen fast genau die gleiche, woraus man wohl auch auf annähernd gleichartige trophische Verhältnisse schließen darf. Wären diese für die Blütenbildung allein verantwortlich, so hätten die Blühdaten beider Gruppen etwa übereinstimmen können. Dies ist aber bei weitem nicht der Fall, da die Wärmebehandlung in beiden Fällen verschiedene Stadien des von den Ernährungsbedingungen

weitgehend unabhängigen Vernalisationsvorganges betroffen hatte. Es bleibt daher einstweilen bei unserer im Abschnitt II, 1 dargestellten Deutung, an die wir anknüpfen, wenn wir nunmehr auf die Teilprozesse der Vernalisation zu sprechen kommen.

3. Die Teilabschnitte des Vernalisationsprozesses

Die meisten physiologischen Vorgänge haben bekanntlich ihr Temperaturoptimum oberhalb von $+20^0$ C. Eine scheinbare Ausnahme macht zunächst der Vernalisationsprozeß, der vorzugsweise bei Temperaturen zwischen 0 und $+7^0$C abläuft und daher oberhalb dieses Temperaturbereiches bei oberflächlicher Betrachtung einen Temperaturkoeffizienten (Q_{10}) von <1 zu haben scheint. Um diese Folgerung umgehen zu können, hatten Lang und Melchers (1947) das oben auf S. 190 dargestellte Schema entwickelt. Sie gingen hierbei von der Annahme aus, daß für die Vernalisationswirkung oder das Ausbleiben der Blütenbildung (bei der zweijährigen Rasse von *Hyoscyamus niger*) drei Teilprozesse mit normaler Temperaturabhängigkeit ($Q_{10}>1$) verantwortlich seien.

Hält man nun diese Arbeitshypothese für im Prinzip zutreffend, und führt man die Gedankengänge von Lang und Melchers im Hinblick auf die Temperaturabhängigkeit und Intensität der drei Teilvorgänge weiter, so kommt man zu dem Schluß, daß der Vorgang III (Devernalisation durch Wärme) einen größeren Q_{10} haben muß als der Vorgang II (Endabschnitt der Vernalisation): $Q_{10}^{III} > Q_{10}^{II}$. Ob nun aber bei einer bestimmten Temperatur der Vorgang II oder der Vorgang III überwiegt, hängt davon ab, ob II oder III mit höherer Intensität (J) abläuft. Ist also $J^{III} \leq c \cdot J^{II}$ (wobei c einen konstanten Faktor bedeutet), so tritt keine Blütenbildung ein, wohl aber bei $J^{III} < c \cdot J^{II}$. Die kritische Temperatur, wie wir sie nennen wollen, bei der die Gleichung $J^{III} = c \cdot J^{II}$ gilt, liegt im Falle von *Hyoscyamus niger* etwa bei 17^0 [1], bei *Arabidopsis thaliana*, Rasse *St*, dagegen über 20^0. Man wird übrigens kaum fehlgehen, wenn man annimmt, daß dieser Punkt überhaupt bei Winterannuellen höher liegt als bei Zweijährigen; m. E. beruht vor allem hierauf der Unterschied im Kältebedürfnis dieser beiden Gruppen.

Bei normaler Temperaturabhängigkeit ($Q_{10}>1$) wäre nun *oberhalb* der „kritischen Temperatur" (bei *Hyoscyamus niger* also oberhalb von 17^0) natürlich nicht nur J^{III}, sondern auch J^{II} größer als *unterhalb* derselben. Zur Erklärung dafür, daß dennoch oberhalb der kritischen Temperatur die Blütenbildung ausbleibt, gibt es 2 Möglichkeiten: Einmal könnte man daran denken, daß es für die Blütenbildung auf das Verhältnis der Intensitäten der Vorgänge II und III ankomme. Zum andern könnte man annehmen, daß die Intensität des Vorganges I (J^I) oberhalb

[1] Bei 17^0 gelangten in einem Versuch von Lang (1951, S. 241) drei von sechs Pflanzen zur Blüte, während bei 20^0 in absehbarer Zeit Blütenbildung nicht eintritt.

der kritischen Temperatur kleiner sei als J^{III} und daß das Produkt des Vorganges I völlig durch den Vorgang III aufgebraucht werde, so daß für den Vorgang II kein Ausgangsmaterial zur Verfügung stehe. In diesem Sinne äußern auch LANG und MELCHERS (1947, S. 448), daß „in hohen Temperaturen der labile Zwischenzustand nicht persistiert und damit die Voraussetzung für den Beginn des Vorganges II fortfällt".

Im folgenden werden wir untersuchen, inwieweit sich unsere Ergebnisse diesen Überlegungen einordnen lassen, in welchem Verhältnis die Temperaturkoeffizienten unserer Vernalisations-Teilprozesse zueinander stehen, und in welchem Umfang unsere Befunde und Folgerungen durch die Beobachtungen anderer Autoren bestätigt werden.

a) Die Vorgänge $A \rightarrow A_1$, $A_1 \rightarrow A_2$ und $A_1 \rightarrow X$. Da bei unseren Versuchen die der Vernalisation vorausgehende Vorbehandlung kaum variiert wurde, läßt sich auf Grund derselben über den Teilprozeß $A \rightarrow A_1$ nur soviel aussagen, daß er bei *Arabidopsis* bei 20° abläuft, anscheinend ohne daß A_1 in nennenswertem Umfang in X überführt würde[1]. GASSNER (1953) hingegen hatte Caryopsen von Strubes Frühweizen (einer Winterweizensorte) vor der Vernalisation (0—5 Wochen bei —2, +1 oder +4° C) 6, 24 oder 48 Std lang bei +18° vorquellen lassen. Bei +4° hatte die Dauer dieser Vorquellung keinen merklichen Einfluß auf die Vernalisationswirkung, wohl aber bei —2° und +1°. GASSNER sah in diesem Ergebnis einen Beweis für die Auffassung, daß die Vernalisationsbehandlung mit Temperaturen unter 0° C nur dann wirksam sei, wenn durch vorhergehende Ankeimung bei höheren Temperaturen Wachstumsvorgänge ausgelöst wurden.

Nun trifft es zwar zu, daß Getreide während 24stündiger Quellung bei Zimmertemperatur zu keimen pflegen. Bei unseren *Arabidopsis*-Samen war jedoch nach 24 Std bei 20° noch nichts von Keimung zu bemerken, und während der Vernalisation mit Temperaturen unter dem Gefrierpunkt trat erst recht kein Wachstum ein. Frisch gekeimte *Arabidopsis*-Pflänzchen erfroren dagegen bei —3,5° (vgl. S. 188), einer Temperatur mit deutlicher Vernalisationswirkung[2]. Da also während der eigentlichen Vernalisation offenbar kein Wachstum stattzufinden braucht — in diese Richtung weisen auch Befunde von HÄNSEL (1951, 1953 b) — so liegt die Vermutung nahe, daß es auch bei der Vorquellung bei 18° nicht auf Wachstumsvorgänge ankommt, sondern auf den Vorgang $A \rightarrow A_1$.

Bezüglich der Geschwindigkeit von $A \rightarrow A_1$ in Abhängigkeit von der Temperatur ist bei Winterweizen auf Grund von GASSNERS Abb. 1 nur

[1] Von abweichenden Befunden bei anderen Versuchen wird an anderer Stelle die Rede sein (NAPP-ZINN 1957 c).

[2] Vgl. Tabelle 2; für die Differenz gegenüber der Kontrolle beträgt der P-Wert $\ll 0{,}0002$ bei 58tägiger Vernalisation bei —3,5°.

eine grobe Schätzung möglich. Hiernach haben, nach 24stündiger Vorquellung bei 18°, 4 Wochen bei —2° etwa die gleiche Wirkung wie eine 3wöchige Vernalisation (ebenfalls bei —2°) nach 48stündiger Vorquellung bei 18°. Daraus läßt sich folgern, daß dieser Vorgang während 7 Tagen bei —2° in demselben Umfang abläuft wie innerhalb eines Tages bei 18°, woraus sich ein Q_{10} von etwa 2,65 ergeben würde.

Ein solcher Temperaturkoeffizient erscheint durchaus plausibel, doch findet durch diese Überlegungen eine Tatsache noch keine Erklärung: Wenn 1 Tag Vorquellung bei 18° der Vernalisationswirkung einer (weiteren) Woche bei —2° entspricht, so müßte nach 6stündiger Vorquellung bei 18° eine 5wöchige Vernalisation etwa denselben Effekt haben wie eine 4wöchige nach 24stündiger Vorquellung. Dies ist aber, soweit GASSNERs Abb. 1 erkennen läßt, nicht der Fall, was sich dadurch erklären dürfte, daß die Geschwindigkeit beim Anlaufen physiologischer Prozesse vielfach geringer ist als später, wie z. B. aus Abb. 13 hervorgeht.

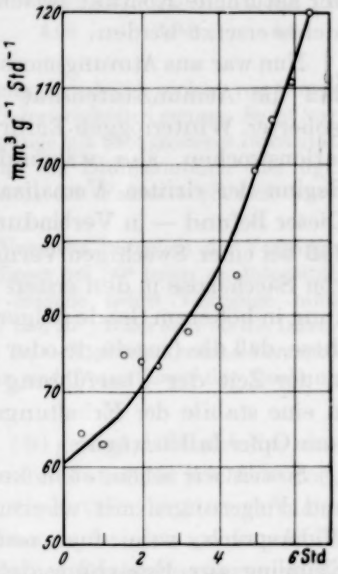


Abb. 13. Petkuser Winterroggen. Zunahme der Geschwindigkeit des O_2-Verbrauches, gemessen in mm^3/g Trockengewicht, umgerechnet auf volle Stunden, bei 30° nach 23stündiger Vorquellung bei 20° C

Unter Umständen wäre auch an eine Beziehung zwischen dem Vorgang $A \rightarrow A_1$ und der „lag period" von PURVIS zu denken. Die beiden ersten Wochen einer Vernalisationsbehandlung haben bei isolierten Embryonen des Winterroggens nach Untersuchungen von PURVIS (1944, 1947, 1948) keinen am Blühalter feststellbaren Effekt. Diese Zeit der Wirkungslosigkeit wird als „lag period" bezeichnet; bei der Vernalisation ganzer Caryopsen ist sie nicht festzustellen. Wurden nun Embryonen aus 1 Woche lang bei +1,8° C vernalisierten Caryopsen isoliert und anschließend weiter vernalisiert, so hatte die Vernalisation der Embryonen fast genau die gleiche Wirkung wie bei ganzen Caryopsen. Etwas weniger gut wirkte eine 1—2tägige Vorquellung der Caryopsen bei +20° (an Stelle der 1wöchigen Vernalisation); mit zunehmender Dauer der Quellung bei 20° nahm dieser Effekt jedoch ab — wahrscheinlich weil, wie PURVIS (1948, S. 188) glaubt, bei dieser Temperatur die für das Wachstum wichtigen stoffwechselphysiologischen Vorgänge mit denjenigen konkurrieren, die zur Blütenbildung Voraussetzung sind.

Zur Erklärung der „lag period" nimmt PURVIS an, daß bei der Vorquellung bzw. beim Anquellen ganzer Caryopsen ein für den

Vernalisationseffekt wichtiger Stoff aus dem Endosperm in den Embryo übertrete, während in isolierten Embryonen dieser Stoff in der Kälte neu gebildet werden müsse. Dieser Stoff scheint von ähnlicher Natur (hochmolekular und/oder unbeständig) zu sein wie der in den Transplantationsversuchen von MELCHERS und LANG (1948 und früher) übertragene; denn der natürliche Kontakt zwischen Embryo und Endosperm konnte durch nichts ersetzt werden.

Nun war aus Atmungsmessungen (NAPP-ZINN 1954a) hervorgegangen, daß die Atmungsintensität und der respiratorische Quotient (RQ) isolierter Winterroggen-Embryonen während der ersten zwei Vernalisationswochen, also während der „lag period", ansteigen und vom Beginn der dritten Vernalisationswoche an plötzlich wieder abfallen. Dieser Befund — in Verbindung mit der Feststellung von PURVIS (1947), daß bei einer 8wöchigen Vernalisation isolierter Embryonen die Zugabe von Saccharose in den ersten Wochen der Kältebehandlung deren Wirkung in höherem Grade steigert als in den letzten — gestattete die Hypothese, daß die (zugefügte oder in den Embryonen enthaltene) Saccharose in der Zeit der Überführung einer thermolabilen „Vernalin"-Vorstufe in eine stabile der Erhaltungsatmung dient, der sonst die labile Stufe zum Opfer fallen würde.

Soweit wir sehen, steht keine der soeben referierten Beobachtungen und Folgerungen mit unserer Deutung des Vernalisationsprozesses in Widerspruch, wenn man nur von der Annahme ausgeht, daß jeder Keimling zur Erreichung der Blühreife ein bestimmtes Quantum der Stufe B („Vernalin") benötigt. Während der einwöchigen Vorvernalisation oder der 1—2tägigen Ankeimung der Caryopsen bei 20° (vor der Isolierung der Embryonen) dürfte ebenso wie in den Embryonen während der „lag period" u. a. auch der Vorgang $A \rightarrow A_1$ ablaufen, und zwar sowohl in Embryonen als auch — bei Caryopsen — im Endosperm, vor allem in letzterem, so daß A_1 auch in den Embryo übertreten kann.

Daß eine mehr als 2tägige Vorquellung der Roggen-Caryopsen bei 20° vor der Isolation der Embryonen oder eine mehrtägige Vorquellung der Embryonen vor Beginn der Kältebehandlung deren Wirkung mindert, läßt sich vielleicht mit unserem Vorgang $A_1 \rightarrow X$ in Verbindung bringen, der dann — dem am Ende des vorletzten Absatzes Gesagten zufolge — als ein Dissimilationsprozeß zu deuten wäre[1]. In diesem Zusammenhang mögen die in Tabelle 9 zusammengefaßten Q_{10}-Werte der CO_2-Produktion nicht uninteressant erscheinen. Wie aus dieser Übersicht hervorgeht, liegen diese Werte großenteils höher als der oben (S. 201) für den Vorgang $A \rightarrow A_1$ geschätzte Q_{10}-Wert von 2,65 und entsprechen damit unseren an das Schema von LANG und MELCHERS geknüpften Überlegungen, die sich allerdings zunächst auf den unserem Prozeß $A' \rightarrow Y$ entsprechenden Vorgang III bezogen hatten.

[1] Zu einem ähnlichen Schluß kommt auch HÄNSEL (1953a, S. 252).

Tabelle 9. *Q_{10}-Werte der Dissimilation, gemessen an der CO_2-Produktion, bei Caryopsen und Embryonen des Petkuser Winterroggens und bei Samen der winterannuellen Rasse St von Arabidopsis thaliana.* (Nach NAPP-ZINN 1954a)

Untersuchungsobjekt	+2—10°	+10—20°	+2—20°
Winterroggen-Caryopsen	3,16	2,3	2,7
Winterroggen-Embryonen	7,2	3,8	5,2
Arabidopsis thaliana, Rasse *St*, Samen	4,08	3,94	4,0

Selbstverständlich verlieren diese Gedankengänge dadurch nichts von ihrem hypothetischen Charakter; denn es bleiben noch Schwierigkeiten genug. So ist vor allem zu bedenken, daß die dissimilatorischen Vorgänge mit weit größerer Intensität ablaufen dürften als diejenigen, die zur Bildung von Blühhormonen oder dgl. führen (zu deren Annahme man guten Grund hat); der Faktor c (S. 199) wäre also ziemlich groß anzunehmen.

Ferner läßt sich auf Grund unserer eigenen Versuche bezüglich der Vorgänge $A_1 \rightarrow A_2$ und $A_1 \rightarrow X$ vorläufig nur sagen, daß dieser bei 30° jenen an Intensität übertreffen muß ($J^{A_1 \rightarrow X} > c \cdot J^{A_1 \rightarrow A_2}$). Die Summe beider Vorgänge muß unseren Überlegungen von S. 200 gemäß oberhalb von 20° größer sein als die Intensität von $A \rightarrow A_1$. Über den Q_{10} des Vorganges $A_1 \rightarrow X$ werden solche Versuche näheren Aufschluß geben, bei denen Temperatur und Dauer einer der Quellung folgenden Wärmebehandlung variiert werden.

b) Der Vorgang $A_2 \rightarrow A'$. Wie bereits S. 194 gesagt, läßt sich das einheitliche Ergebnis der Devernalisationsversuche (Tabelle 3) leicht deuten, indem man annimmt, daß bei 20° das durch die Revernalisationsversuche nachgewiesene thermostabile Zwischenstadium A_2 bei den zu dem Endstadium B führenden Vorgängen in irgendeiner Form umgangen wird. Will man aber nicht erwarten, daß der Prozeß $A_2 \rightarrow A'$ einen $Q_{10} < 1$ habe und deshalb bei vernalisierenden Temperaturen besser vonstatten gehe als bei 20°, so kann man zwischen A_2 und A' eine weitere thermolabile Zwischenstufe A_3 annehmen, die bereits bei einer Temperatur von 20° in ein Produkt X' überführt wird, das für den weiteren Vernalisationsvorgang unverwertbar ist. Abgesehen von der logischen Zweckmäßigkeit im Zusammenhang unserer Deutung des Vernalisationsprozesses spricht für die Annahme einer solchen Zwischenstufe auch die Beobachtung von PURVIS und GREGORY (1952), daß unter gewissen Umständen auch schon eine Temperatur von +17° C devernalisierend wirkt.

Vielleicht ist der Vorgang $A_3 \rightarrow X'$, der auch bei vernalisierenden Temperaturen (aber mit geringerer Intensität als $A_3 \rightarrow A'$) abläuft, auch dafür verantwortlich, daß z. B. 70 Tage bei +4° in unseren Versuchen keine merklich stärkere Vernalisationswirkung hatten als 58 Tage bei +2°.

Daß A_3 nicht mit A' identisch ist, darf auf Grund der verschiedengradigen Wärmeempfindlichkeit dieser beiden Stadien angenommen werden; denn der schon bei 20° verstärkt ablaufende Vorgang $A_3 \rightarrow X'$ verhindert die Weiterverwertung von A_2, wogegen A' bei 20° nicht in nennenswertem Umfang in ein für die Blütenbildung unbrauchbares Abfallprodukt, sondern in die Vernalisationsendstufe B überführt wird

und erst bei 30° der Zerstörung anheimfällt. Damit berühren wir bereits den Gegenstand des folgenden Abschnittes.

c) Die Vorgänge A′→B und A′→Y. Für den Vorgang A′→B berechneten PURVIS und GREGORY (1952, S. 19) beim Winterroggen[1] einen Q_{10} von 2,3. Sie gingen hierbei von der Tatsache aus, daß die Einschaltung einer 4tägigen 17°-Periode zwischen Vernalisation und Wärmebehandlung etwa die gleiche devernalisationsverhindernde Wirkung hat wie eine Verlängerung der Dauer der Vernalisation bei 1,8° C um 14 Tage.

In einem anderen Fall (FRIEND und GREGORY 1953) entsprach aber (nach 4wöchiger Vernalisation) die devernalisationshemmende Wirkung zweier weiterer Vernalisations-Wochen etwa der Wirkung von 35 Tagen bei 20°. Diese Entsprechung

$$14 \text{ Tage } 1{,}8^0 \sim 4 \text{ Tage } 17^0 \sim 35 \text{ Tage } 20^0$$

stellt nicht nur den von PURVIS und GREGORY für A′ → B ermittelten Q_{10} von 2,3 wieder in Frage, sondern zeigt auch aufs neue, daß mit den beiden bisherigen Schemata (S. 190/191) der Fülle der Vernalisations- und Devernalisationserscheinungen nicht beizukommen ist. Wir wollen deshalb zunächst zusehen, inwieweit sich die in der Notiz von FRIEND und GREGORY enthaltenen Befunde unseren Vorstellungen von den Teilprozessen der Vernalisation einordnen lassen.

Die genannten Autoren vernalisierten gequollene Caryopsen des Petkuser Winterroggens teils 4, teils 6 Wochen lang, setzten sie anschließend 0—42 Tage lang teils einer Temperatur von 20°, teils einer solchen von 25° aus und ließen sie erst dann keimen und wachsen. Da bei 20 und 25° unter den von FRIEND und GREGORY gewählten Versuchsbedingungen kein Wachstum eintrat, lassen sich die Ergebnisse nicht unmittelbar mit den unsrigen vergleichen. Man kann das Blühalter entweder vom Ende der Wärmebehandlung ab rechnen (wie es FRIEND und GREGORY tun) oder vom Ende der Vernalisation ab (was freilich nicht ganz korrekt wäre, da über die Aufzuchttemperatur nichts gesagt wird).

Im ersten Falle, den wir hier allein ins Auge fassen, stellen sich die Ergebnisse wie folgt dar: 1. Nach 6wöchiger Vernalisation und anschließendem 3—6wöchigem Aufenthalt bei 20° ist das Blühalter im Vergleich zu einer nur vernalisierten Kontrolle herabgesetzt, was man als Beschleunigung des Vorganges A′ → B deuten kann. 2. Nach 6wöchiger Vernalisation und 6- oder 12tägiger 25°-Behandlung tritt Devernalisation ein, was dem Vorgang A′ → Y entsprechen dürfte; bei längerem Aufenthalt der Caryopsen bei 25° ergibt sich kein signifikanter Unterschied zu der nicht wärmebehandelten Kontrolle, wofür der Vorgang $A_1 \rightarrow B$ (unter Umgehung von A_2 und A_3) verantwortlich sein könnte. 3. Nach 4wöchiger Vernalisation und 6tägiger Behandlung mit 20° tritt — vermutlich auf Grund unseres Vorganges $A_3 \rightarrow X'$ — Devernalisation ein; ein längerer Aufenthalt bei 20° setzt das Blühalter herab, was vielleicht auf den nunmehr stattfindenden Prozeß $A_1 \rightarrow B$ (wieder unter Umgehung von A_2 und A_3) zurückzuführen ist. 4. Vierwöchige Vernalisation und anschließender Aufenthalt bei 25° bewirken in jedem Falle Devernalisation, was man mit den Vorgängen $A_3 \rightarrow X'$ und A′ → Y erklären könnte. Zu bemerken ist, daß selbst bei dieser Art der Berechnung des Blühalters in keinem Falle einer Wärme-

[1] In den Versuchen von GREGORY und Mitarbeitern werden die Temperaturbehandlungen bei Caryopsen mit beschränktem Wassergehalt durchgeführt, so daß während der Behandlungen selbst kein Wachstum stattfindet.

behandlung nach 4wöchiger Vernalisation das Blühalter so stark herabgesetzt war wie nach einer Vernalisationsdauer von 6 Wochen ohne anschließende Wärmebehandlung.

Was nun die Ermittlung eines Q_{10} für den Endabschnitt des Vernalisationsprozesses betrifft, so bieten natürlich auch unsere Ergebnisse Material für diesbezügliche Überlegungen, die aber zu ähnlichen Unstimmigkeiten führen wie der Vergleich zwischen den Befunden von PURVIS und GREGORY (1952) und FRIEND und GREGORY (1953). Diese Schwierigkeiten dürften darauf beruhen, daß der Prozeß $A' \rightarrow B$ nicht etwa erst dann beginnt, wenn der Vorgang $A_3 \rightarrow A'$ vollkommen abgeschlossen ist; es wird vielmehr so sein, daß stets mehrere Teilprozesse, auch solche, die zur Zerstörung thermolabiler Zwischenprodukte führen — natürlich in verschieden starkem Umfang — *gleichzeitig* ablaufen und mehrere Zwischenstadien gleichzeitig vorhanden sind. Es ist daher einstweilen nicht möglich, die einzelnen Teilprozesse rechnerisch voneinander zu trennen. — Bezüglich der Alternative zwischen $A' \rightarrow Y$ und $A' \rightarrow B$ sei auf die Erörterungen S. 199/200 verwiesen.

d) Der Vorgang $A_1 \rightarrow B$. Über diesen Vorgang, der unseren Überlegungen zufolge bei Temperaturen um 20° unter Umgehung von A_2 und A_3 abläuft, geben die hier dargestellten Versuche nur wenig Aufschluß. Insbesondere erscheint problematisch, ob dieser Vorgang tatsächlich an das Stadium A_1 anknüpft, an das sich ohnehin schon bei anderen Temperaturen zwei andere Prozesse anschließen, oder aber an eine frühere Stufe. Auch der Endpunkt dieses Vorganges ist nicht ganz sicher; es wäre z. B. denkbar, daß er sich schon bei A′ wieder mit den in der Kälte ablaufenden Teilprozessen vereinigt, was weitere Versuche zeigen könnten. Sicher sind auch in den Prozeß $A_1 \rightarrow B$ thermolabile Stadien eingeschaltet, wie die Verzögerung der Blütenbildung beim Winterroggen nach 25°-Behandlung (FRIEND und GREGORY 1953) und das Ausbleiben der Blütenbildung oberhalb einer kritischen Temperatur vermuten lassen. Auch hier werden weitere Versuche wenigstens teilweise Klarheit schaffen.

MELCHERS (1954) versucht, den Umweg, der das Stadium A_2 (sowie A_3) umgeht, durch Überlegungen zu eliminieren, die die Temperaturkoeffizienten der einzelnen Teilprozesse betreffen, und zwar stellt MELCHERS folgende Beziehung auf:

$$Q_{10}(A_1 \rightarrow X) \leqq Q_{10}(A' \rightarrow Y) > Q_{10}(A' \rightarrow B) > Q_{10}(A \rightarrow A_1) \gtrless Q_{10}(A_1 \rightarrow A_2) \gg Q_{10}(A_2 \rightarrow A')$$

Hierdurch wird zum Ausdruck gebracht, daß der Vorgang $A_2 \rightarrow A'$ durch eine Temperatursteigerung am wenigsten beschleunigt werden soll; dies soll der Grund dafür sein, daß sich die verschiedenen A_2-Mengen, die nach verschiedenartigen Vernalisationsbehandlungen vorhanden sind, nach Devernalisation nicht manifestieren.

So begrüßenswert eine Verminderung der hypothetischen Teilprozesse und Zwischenstufen an sich ist, so sei hier doch daran erinnert, daß 1. die winterannuelle *Arabidopsis*-Rasse *St* bei 20° ohne Kältebehandlung erst nach 100 Tagen blüht, daß 2. nach Vernalisation der Kälteeffekt bei 20° stabilisiert wird und daß 3. nach 72tägiger Vernalisation bei —0,5° und 5tägiger Devernalisation bei 30° die Blütenbildung bei 20° erst 121,7 Tage nach Beendigung der Vernalisation eintrat, dagegen aber schon 75,5 Tage nach Vernalisationsschluß, wenn einer gleichartigen Vernalisation und Devernalisation eine 30tägige Revernalisation bei +2° folgte. Daß 20° in den Fällen 1 und 3 die Blütenbildung verzögern, im Falle 2 aber beschleunigen, läßt sich wohl am leichtesten durch die Annahme zweier verschiedener thermolabiler Zwischenstadien zwischen A_2 und B (nämlich A_3 und A') erklären, wie es bereits auf S. 203 geschehen ist. Die vorstehend zitierte Melchersche Formulierung wäre also etwa folgendermaßen zu modifizieren:

$$Q_{10}(A_3 \rightarrow X') \geq Q_{10}(A_1 \rightarrow X) \geq Q_{10}(A' \rightarrow Y) > Q_{10}(A' \rightarrow B) \gtrless$$
$$Q_{10}(A_3 \rightarrow A') \gtrless Q_{10}(A \rightarrow A_1) \gtrless Q_{10}(A_1 \rightarrow A_2) \gg Q_{10}(A_2 \rightarrow A_3)$$

Im Hinblick auf die Variabilität des Temperaturkoeffizienten ein und desselben Vorgangs in verschiedenen Temperaturbereichen (auf die auch MELCHERS hinweist) wäre es allerdings vielleicht besser, solche Beziehungen jeweils nur für einen bestimmten Temperaturbereich aufzustellen und an Stelle des Temperaturkoeffizienten die Intensität des betreffenden Teilvorganges bei der jeweiligen Temperatur zu setzen (vgl. S. 199/200).

4. Zur Interpretation von Devernalisationserscheinungen durch die Annahme eines Inhibitors

Bei der Besprechung der vorläufigen Mitteilung (NAPP-ZINN 1953) in den „Fortschritten der Botanik" deutete LANG (1954) auch noch eine andere als die hier dargestellte Interpretationsmöglichkeit für Devernalisationserscheinungen an, ohne allerdings a. a. O. darauf näher einzugehen. Dies geschah vielmehr an anderer Stelle, und so sei nicht versäumt, abschließend diese Möglichkeit auch hier zu diskutieren.

Es handelt sich um die von PURVIS (1954) in diesem Zusammenhang wohl zuerst erwähnte und auch von LANG selbst[1] vertretene Vorstellung, daß bei kältebedürftigen Pflanzen in der Wärme (also z. B. bei der Devernalisation) ein Inhibitor gebildet wird, der das Stadium A' (des Schemas von PURVIS und GREGORY 1952) inaktiviere oder blockiere, sobald es entsteht. PURVIS (1954) sagt über diesen Inhibitor nur, falls er gebildet werde, so werde er doch beim Winterroggen nicht angehäuft. LANG faßte seine Vorstellungen in folgendem Schema zusammen, in dem

[1] Gelegentlich des 8. Internationalen Botaniker-Kongresses (Paris 1954) in der Diskussion über einen Vortrag von MELCHERS über den Mechanismus der Vernalisation am 6. 7. 54.

I_P eine Vorstufe (precursor) des Inhibitors bedeutet und die übrigen Symbole die gleiche Bedeutung wie vorher haben:

$$A \rightarrow A' \dashv\!\rightarrow B$$
$$I_P \rightarrow \text{Inhibitor}$$

Dieses Schema hat gegenüber dem unsrigen den Vorzug einer geringeren Anzahl beteiligter Stufen bzw. Substanzen, gibt aber andererseits eine Reihe neuer Probleme auf: Ist z. B. der Inhibitor einmal entstanden, so soll die Revernalisation in einem Wegdiffundieren des Inhibitors bestehen, sofern man nicht annehmen will, daß der Inhibitor in der Kälte durch einen Vorgang mit einem $Q_{10} < 1$ wieder zerstört wird. [Alle einschlägigen Bemühungen, angefangen mit jenen von LANG und MELCHERS (1947), haben ja gerade das Ziel, eine solche Annahme zu umgehen.] Die Revernalisation von Samen kann aber bei einem so geringen Quellungsgrad erfolgen, daß ein Wegdiffundieren des Inhibitors in flüssigem Zustand unwahrscheinlich ist[1].

Unerklärt bleibt bei der Inhibitor-Hypothese auch die Feststellung von GASSNER (1953), daß Vorquellung bei 18° C (einer Temperatur, die wenigstens bei manchen Getreiden deutliche Devernalisationseffekte auslöst) die Vernalisationswirkung niederer Temperaturen (+1°, —2° C) bei Weizen je länger je mehr *fördert*. Träfe die Inhibitor-Vorstellung zu (einschließlich der Annahme, daß der Inhibitor bei [Re-]Vernalisation nach Antivernalisation wegdiffundiert), so müßte nach kurzdauernden Vernalisationsbehandlungen aber gerade eine um so größere Inhibitormenge vorhanden sein, je länger die Vorquellung bei 18° währte.

Auch die Befunde von WELLENSIEK und HAKKART (1955), nach denen die Wirkung einer 8wöchigen Vernalisationsbehandlung (bei +5° C) bei Roter Bete um so größer ist, je länger die Pflanzen bis zum Beginn der Kältebehandlung im warmen Gewächshaus gestanden hatten, lassen sich mit dem Inhibitor-Schema kaum in Einklang bringen.

Weiter sei dahingestellt, ob das Inhibitor-Schema trotz seiner geringeren Anzahl von Symbolen nicht doch insofern komplizierter ist als das unsrige, als es von dem Ineinandergreifen zweier Systeme ausgeht, wogegen unser Schema mit einem System auskommt.

Endlich wird geltend gemacht, daß das Kältebedürfnis durch ein einziges Gen bestimmt werden könne, daß ein Gen gewöhnlich nur einen Vorgang zu steuern scheine, daß der Vernalisationsprozeß deshalb durch ein Schema erklärt werden müsse, welches für die kältebedürftige Pflanze im Vergleich zur sommerannuellen nur *eine* zusätzliche Reaktion annehme, und daß dieser eine Vorgang die Bildung des Inhibitors sein könne, wogegen unser Schema erfordere, daß ein Gen mehrere Vorgänge kontrolliere.

Für eine Reihe von Pflanzen, deren Kältebedürfnis einer sorgfältigen genetischen Analyse unterzogen wurde, ist nun aber schon bekannt, daß

[1] Über einschlägige Versuche wird an anderer Stelle berichtet (NAPP-ZINN 1957 a). Ein Wegdiffundieren in gasförmigem Zustand ist allerdings noch nicht ausgeschlossen.

das Kältebedürfnis von mehr als einem Genpaar bestimmt wird. Dies gilt z. B. für verschiedene Getreide, worauf z. B. die Existenz der Wechselweizen- und Wechselgersten-Sorten zurückgeführt wird; ebenso ergab sich bei Petkuser Sommer- und Winterroggen in der F_2-Generation eine kompliziertere Aufspaltung, als es bei monohybridem Erbgang zu erwarten gewesen wäre (PURVIS 1939). Entsprechende Untersuchungen über die genetischen Grundlagen des sommer- bzw. winterannuellen Charakters bei *Arabidopsis* werden andernorts mitgeteilt (NAPP-ZINN 1957b).

Summary

1. Seeds of the winter annual strain *Stockholm* of *Arabidopsis thaliana* were vernalized at temperatures between —3,5 and +4° C for a period of 0—10 weeks. Subsequently the seedlings were kept at 20,5° C in continuous light. The vernalizing effect was greatest in samples treated for 10 weeks at +2° C (age of flowering 29,5 days). 38 days at +2 or +4° proved to be the most "economical" vernalizing treatment (plants flowering 79 days after beginning of vernalization).

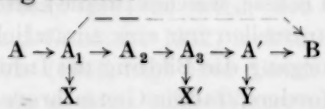
2. In contrast to findings with winter rye, in this strain of *Arabidopsis* complete devernalization could always be achieved immediately after vernalization. Differences with regard to temperature and duration of the preceding vernalization period were no longer recognizable in devernalized plants. A warmth treatment after germination also retarded flower formation, without regard whether vernalization did follow or not.

3. A thermostable final stage of vernalization was only found, when a warmth treatment (which otherwise would have had a devernalizing effect) was preceded by vernalization at +4° for a period of 30 days and a "stabilization" treatment at 20° for 7 days. In other cases, "stabilization" diminished the effect of devernalization to a smaller degree.

4. After revernalization the differences with regard to duration of the first vernalization period were manifested *de novo*.

5. The number of leaves on the main shoot is correlated with the age of flowering. A warmth treatment (preceding or following vernalization or following "stabilization") always reduced the leaf number by about 10—20 leaves as compared with that of plants which flowered at the same age but had not been treated with warm temperatures.

6. The interpretation of the experimental results may be summarized by the following scheme:



A = a thermostable precursor;
A_1 = the first thermolabile intermediate stage, demonstrated by a warmth treatment of 5 days beginning a few days after sowing (antivernalization);

A_2 = a thermostable intermediate stage, demonstrated by revernalization after vernalization treatments of different duration and 5 days' devernalization;

A_3 = the second thermolabile intermediate stage the existence of which is based on the fact that the partial processes between A_2 and B do not reach the final stage B at 20^0;

A' = the third thermolabile intermediate stage, demonstrated by devernalization, corresponding to the same symbol in the scheme of PURVIS and GREGORY (1952) and to the thermolabile intermediate stage of LANG and MELCHERS (1947);

B = the thermostable final stage of vernalization;

X = a product to which A_1 is transformed at 30^0 and which is different from A;

X' = a product to which A_3 is transformed at 20^0;

Y = a product to which A' is transformed at 30^0.

All the partial processes of this scheme have a normal temperature coefficient ($Q_{10} > 1$). At 20^0 the process $A_1 \rightarrow B$ may possibly proceed under circumvention of A_2 and A_3.

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft gewährte eine finanzielle Unterstützung für die vorliegenden Untersuchungen. Herr Prof. Dr. G. MELCHERS stellte in entgegenkommender Weise die Einrichtungen seines Instituts zur Verfügung, Herr Prof. Dr. F. LAIBACH zwei Samenproben, aus denen das für unsere Arbeiten erforderliche größere Samenmaterial gewonnen wurde. An der technischen Durchführung der Versuche waren vor allem Herr Gartenmeister W. BREIDENBACH, Frl. LISELOTTE BEYER, Frl. URSULA ENGELMANN sowie meine Frau, Dr. MARGRIT NAPP-ZINN, beteiligt. Allen Genannten gilt mein aufrichtiger Dank.

Literatur

CHOUARD, P.: Théorie et pratique de la vernalisation. Rev. Agricult. France **1943**, Nr 3, 37 sqq. Zit. nach DUPÉRON 1952/53. — DAVID, R.: Printanisation des semences préalablement soumises à l'action des hautes températures. VIII. Congr. Internat. Bot., Rapp. et Comm., Sect. 11/12, S. 293—295. 1954. — DUPÉRON, R.: A propos de la réversibilité des processus de la vernalisation. C. r. Acad. Sci. Paris **233**, 1053—1055 (1951). — Influence de la vernalisation sur le métabolisme. Rev. gén. Bot. **59**, 580—631 (1952); **60**, 33—78, 90—122 (1953). — FRIEND, D. J. C., and F. G. GREGORY: Acceleration of flowering in partially vernalized grain of Petkus winter rye by subsequent treatment of high temperature. Nature (Lond.) **172**, 667—668 (1953). — GASSNER, G.: Untersuchungen zur physiologischen Charakterisierung unserer Weizensorten. Züchter **23**, 193—206 (1953). — GREGORY, F. G., and O. N. PURVIS: Studies in vernalisation of cereals. II. The vernalisation of excised mature embryos, and of developping ears. Ann. of Bot., N. S. **2**, 237—251 (1938a). — Studies in vernalisation of cereals. III. The use of anaerobic conditions in the analysis of the vernalising effect of low temperature during germination. Ann. of Bot., N. S. **2**, 753—764 (1938b). — HÄNSEL, H.: Vernalisation bei negativen Temperaturen. Wetter u. Leben **3**, 44—47 (1951). — Vernalisation (Jarovisation, Kältestimmung). Forschungsergebnisse und ihre Verwertung in Pflanzenbau, Samenbau und Pflanzenzüchtung. Z. Pflanzenzüchtg **32**, 233—274 (1953a) — Vernalisation of winter rye by negative temperatures and the influence of vernalisation upon the lamina length of the first and second leaf

in winter rye, spring barley and winter barley. Ann. of Bot., N. S. **17**, 417—432 (1953b). — Härer, L.: Die Vererbung des Blühalters früher und später sommereinjähriger Rassen von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Beitr. Biol. Pflanz. **28**, 1—34 (1950). — Laibach, F.: Zur Ätiologie der Blütenbildung. Naturwiss. **31**, 246 (1943a). — *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. als Objekt für genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen. Bot. Archiv **44**, 439—455 (1943b). — Über sommer- und winterannuelle Rassen von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Ein Beitrag zur Ätiologie der Blütenbildung. Beitr. Biol. Pflanz. **28**, 173—210 (1951). — Lang, A.: Untersuchungen über das Kältebedürfnis von zweijährigem *Hyoscyamus niger*. Züchter **21**, 241—243 (1951). — Entwicklungsphysiologie. Fortschr. Bot. **16**, 342—376 (1954). — Lang, A., u. G. Melchers: Vernalisation und Devernalisation bei einer zweijährigen Pflanze. Z. Naturforsch. **2b**, 444—449 (1947). — Melchers, G.: The physiology of flower-initiation. Göttingen 1952. — Mechanismus der Vernalisation. Vortrag Paris 1954. Als Mskr. vervielfältigt. — Melchers, G., u. A. Lang: Versuche zur Auslösung von Blütenbildung an zweijährigen *Hyoscyamus*-Pflanzen durch Verbindung mit einjährigen ohne Gewebeverwachsung. Z. Naturforsch. **3b**, 105—107 (1948). — Napp-Zinn, K.: Thermostabile und thermolabile Zwischenstadien im Vernalisationsprozeß. Ber. dtsch. bot. Ges. **66**, 362—367 (1953). — Vergleichende Atmungsmessungen an Sommer- und Winterannuellen. Untersuchungen an Caryopsen und Embryonen von *Secale cereale* und an Samen von *Arabidopsis thaliana*. Z. Naturforsch. **9b**, 218—229 (1954a). — Vernalisation und Blattbildung. VIII. Congr. Internat. Bot., Rapp. et Comm., Sect. 11/12, S. 288—290. 1954. — Die Abhängigkeit des Vernalisationseffektes bei *Arabidopsis thaliana* vom Quellungsgrad der Samen und vom Lichtgenuß der Pflanzen nach der Kältebehandlung. Flora (Jena) **144**, 403—419 (1957a). Untersuchungen zur Genetik des Kältebedürfnisses bei *Arabidopsis thaliana*. Z. Vererbungslehre **88**, 253—285 (1957b). — Die Abhängigkeit des Vernalisationseffektes bei *Arabidopsis thaliana* von der Dauer der Vorquellung der Samen sowie vom Alter der Pflanzen bei Beginn der Vernalisation. Z. Bot. **45**, 379—394 (1957c). — Pätau, K.: Eine neue χ^2-Tafel. Z. Vererbungslehre **80**, 558—564 (1942). — Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. (Eine neue t-Tafel.) Biol. Zbl. **63**, 152—168 (1943). — Purvis, O. N.: Studies in vernalisation of cereals. V. The inheritance of the spring and winter habit in hybrids of Petkus rye. Ann. of Bot., N. S. **3**, 719—731 (1939). — Studies in the vernalisation of cereals. VIII. The role of carbohydrate and nitrogen supply in the vernalisation of excised embryos of Petkus winter rye. Ann. of Bot., N. S. **8**, 285—314 (1944). — Studies in the vernalisation of cereals. X. The effect of depletion of carbohydrates on the growth and vernalisation response of excised embryos. Ann. of Bot., N. S. **11**, 269—283 (1947). — Studies in vernalisation. XI. The effect of the date of sowing and of excising the embryo on the responses of Petkus winter rye to different periods of vernalisation treatment. Ann. of Bot., N. S. **12**, 183—206 (1948). — The mechanism of vernalisation with particular reference to the temperate cereals. VIII. Congr. Internat. Bot., Rapp. et Comm., Sect. 11/12, S. 286—288. 1954. — Purvis, O. N., and F. G. Gregory: Studies in vernalisation. XII. The reversibility by high temperature of the vernalized condition in Petkus winter rye. Ann. of Bot., N. S. **16**, 1—21 (1952). — Wellensiek, S. J., u. F. A. Hakkart: Vernalization and age. Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch., Ser. C **58**, 16—21 (1955). — Zenker, A. M.: Jarowisationsuntersuchungen an sommerannuellen *Arabidopsis*-Rassen. Beitr. Biol. Pflanz. **32**, 135—170 (1955). — Zerling, V. V., i A. R. Cepikova: Über die Bedeutung der Variation der Intensität vernalisierender Faktoren (Russ.). Dokl. Akad. Nauk SSSR, N. S. **3**, 472—477 (1934).

Privatdozent Dr. Klaus Napp-Zinn,
Botanisches Institut der Universität Köln, Köln-Lindenthal, Gyrhofstr. 15—17

Aufnahmebedingungen

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Für die Rechtschreibung ist die „Wissenschaftliche Rechtschreibung nach JANSEN" maßgebend, mit der die Schreibung der Termini im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (Jena 1931—1934) im wesentlichen übereinstimmt. Wenn nötig, wird die Angleichung durch die Herausgeber bzw. durch die Druckerei vorgenommen.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photographien. Einzelfiguren einer Abbildung sind, falls es sich um Vorlagen für Strichätzungen handelt, wenn möglich so zusammenzustellen, daß sie in *einem* Klischee bei gleicher Verkleinerung reproduziert werden können. Buchstaben u. a. sind mit Bleistift beizufügen.

Die Texte zu den Abbildungen sind auf eigenem Blatt gesammelt beizugeben.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse (höchstens 1 Seite) anzufügen, die in Deutsch oder Englisch oder Französisch abgefaßt sein kann.

Zu den Literaturverzeichnissen: Bei Zeitschriftenartikeln sollen der Titel sowie erste und letzte Seite angegeben werden. In den Titeln von Büchern aller Sprachen sollen, zur Kennzeichnung gegenüber Artikeln in Zeitschriften, Substantiva wie Adjektiva groß, dagegen in den Abkürzungen von Zeitschriftentiteln die Substantiva groß und die Adjektiva klein geschrieben werden (z. B. Cell Res., aber cell. Physiol.).

IX. Internationaler Kongreß für Botanik

Der IX. internationale Kongreß für Botanik wird vom 19.—29. August 1959 in Montreal/Canada, an der McGill-Universität und der Universität Montreal abgehalten.

Das Programm umfaßt Vorträge und Symposia in Bezug auf alle Zweige der reinen und angewandten Botanik. Ein erstes Rundschreiben wird über Programm, Unterkunft, Exkursionen und andere Einzelheiten unterrichten und Anfang 1958 zur Verfügung stehen.

Wer dieses und die folgenden Rundschreiben einschließlich Anmeldungsformulare zu erhalten wünscht, wird gebeten, sich an den Generalsekretär des Kongresses zu wenden:

Dr. C. Frankton
Secretary-General
IX. International Botanical Congress
Science Service Building
Ottawa, Ontario/Canada

Handbuch der Pflanzenphysiologie
Encyclopedia of Plant Physiology

Herausgegeben von **W. Ruhland,** Unterdeufstetten, in Gemeinschaft mit E. Ashby, Belfast, J. Bonner, Pasadena, M. Geiger-Huber, Basel, W. O. James, Oxford, A. Lang, Los Angeles, D. Müller, Kopenhagen, M. G. Stålfelt, Stockholm. In 18 Bänden. Jeder Band ist einzeln käuflich.

Im Spätherbst 1957 wird erscheinen:

9. Band:

Der Stoffwechsel der schwefel- und phosphorhaltigen Verbindungen
The Metabolism of Sulfur- and Phosphorus-Containing Compounds

Bearbeitet von H. G. Albaum, B. Axelrod, R. S. Bandurski, Th. Bersin, T. M. Ching, K. Hasse, A. Kjær, J. A. Lovern, B. J. D. Meeuse, J. R. P. O'Brien, W. Schwartz, P. Schwarze, M. D. Thomas, W. W. Umbreit, J. M. Wiame. Redigiert von **P. Schwarze,** Köln-Vogelsang. Mit 30 Abbildungen. Etwa 325 Seiten Gr.-8°. 1957.

Vorbestellpreis gültig bis zum Erscheinen Ganzleinen DM 70.40

Endgültiger Ladenpreis nach Erscheinen Ganzleinen DM 88.—

Bei Verpflichtung zur Abnahme des Gesamtwerkes gilt der Vorbestellpreis auch nach Erscheinen des Bandes weiter als Subskriptionspreis, jedoch ist jeder Band zum Ladenpreis einzeln käuflich.

Inhaltsübersicht: **I. Einführende Bemerkungen.** — **II. Der Stoffwechsel der S-haltigen Verbindungen.** A. Übersicht. B. Der Anteil der S-haltigen Verbindungen am Stoffwechsel. C. Assimilation of sulfur and physiology of essential S-compounds. D. Secondary organic sulfur-compounds of plants (Thiols, sulfides, sulfonium derivativs, sulfoxides, sulfones and *iso*thiocyanates). E. Die Schwefelspezialisten unter den Mikroorganismen. F. Le cycle du soufre dans la nature. — **III. Der Stoffwechsel der P-haltigen Verbindungen.** A. Übersicht. B. Accumulation de l'acide phosphorique (Phytine, Polyphosphates). C. The phosphatides. D. The phosphoric acid esters in carbohydrate metabolism. E. P-haltige Coenzyme. F. Transphosphorylation (phosphotransferases, mutases and kinases). G. The rôle of the phosphates in energy transfer (adenosine phosphates). — Jeder Beitrag enthält ein Literaturverzeichnis. — Namenverzeichnis — Author Index. — Sachverzeichnis (Deutsch-Englisch). — Subject Index (English-German).

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg
Printed in Germany